ISSN 0181-0642

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

sciences de la terre

paléontologie
géologie
minéralogie

4e SERIE T. 3 1981 N° 3

Juillet-Septembre 1981

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. Brygoo

Section C : SCIENCES DE LA TERRE

Directeur : Pr L. Leclaire, Laboratoire de Géologie.

Rédaction : P. Dupérier.

Comité scientifique : J. Aubouin (Paris), R. G. C. Bathurst (Liverpool), W. H. Berger (La Jolla), Y. Coppens (Paris), B. Cox (Londres), D. S. Cronan (Londres), J. Fabriès (Paris), de Lumley (Paris), W. R. Riedel (La Jolla).

Comité de Lecture : J. P. Caulet, J. C. Fischer, L. Ginsburg, L. Leclaire, E. A. Perseil.

Les Membres du Comité scientifique sont membres de droit du Comité de Lecture qui désigne les rapporteurs dont un au moins est extérieur au Muséum.

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle.* Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60.

— pour les **abonnements** et **achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.

— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 587-19-17.

Abonnements pour l'année 1981

Abonnement général : 900 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 560 F.
Section B : Botanique, *Adansonia* : 280 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 180 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1405 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **3**, 1981, section C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie), n° 3

SOMMAIRE — *CONTENTS*

L. Leclaire, M. Denis-Clocchiatti et E. Vergès. — Environnements sédimentaires et nodules polymétalliques dans l'océan Indien..... 211

Sedimentary environments and manganese nodules from Indian ocean.

J.-Y. Crochet, J.-L. Hartenberger, J.-C. Rage, J. A. Rémy, B. Sigé, J. Sudre et M. Vianey-Liaud. — Les nouvelles faunes de vertébrés antérieures à la « Grande Coupure » découvertes dans les phosphorites du Quercy..... 245

The new faunas older than the « Grande Coupure » from the phosphorites of the Quercy area.

M. Martin. — Les Cératodontiformes (Dipnoi) de Gadoufaoua (Aptien supérieur, Niger) 267

The Ceratodontiforma (Dipnoi) of Gadoufaoua (upper Aptian, Niger).

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **3**, 1981,
section C, nº 3 : 211-244.

Environnements sédimentaires et nodules polymétalliques dans l'océan Indien [1]

par Lucien Leclaire, Micheline Denis-Clocchiatti et Élisabeth Vergès

Résumé. — Une reconnaissance à grands traits des environnements sédimentaires à nodules polymétalliques est en cours dans l'océan Indien austral. Elle vise la prospection des sites morphostructuraux les plus divers et met en œuvre, de manière intensive, la technique d'échantillonnage par prélèvement de grande section. Un effort particulier est entrepris pour préciser au mieux les proportions des phases minérales majeures dont le mélange constitue les sédiments et pour dater les dépôts par les méthodes biostratigraphiques. L'ensemble de ces travaux a servi de base à d'autres recherches concernant la minéralogie, la composition chimique des nodules polymétalliques et la concentration des métaux dans les sédiments, recherches effectuées en étroite collaboration avec d'autres laboratoires. Il en résulte que, s'il n'y a pas de relation directe entre la nature des sédiments à nodules, la densité et la composition minéralogique et chimique de ces derniers, trois grands phénomènes sédimentaires ont une action directe ; ce sont : la sédimentation du calcaire des squelettes du microplancton, la productivité des eaux de surface et la non-accumulation des phases minérales majeures sur le fond au niveau de très nombreux secteurs à nodules polymétalliques. L'interprétation des actions combinées de ces trois facteurs, variables selon les régions, conduit à formuler des propositions visant à rapprocher les conditions d'accumulation des métaux dans les sédiments et la variabilité de leur concentration dans les nodules polymétalliques.

Abstract. — A broad investigation of manganese nodules sedimentary environments is undertaken in the austral Indian ocean. The objective is to study the sedimentary cover of different morphostructural sites, especially using the large box-corer sampling. A special accent is put mostly on an accurate determination of relative contents of the main mineral suites which mixing constitute the bulk sediment, and to date sedimentary columns with interbedded nodules or bearing them using biostratigraphic approach. Those works serve as a basis to others studies concerning mineralogy, chemical composition of manganese nodules, metal contents in the sediments. Studies being done with the help and participation of others laboratories. The first results are 1) there is no direct connection between the composition of sediments containing and bearing manganese nodules, the density of the deep-bottom occupation and mineralogical and chemical compositions of the concretions ; 2) three main sedimentary phenomenons seem to have a direct influence : the calcareous accumulation of microplanktonic skeletons, the sea-surface productivity and the non-deposition of the bulk sediment over areas exhibited numerous manganese nodules fields. Interpretations based on hypothesis related to the combined influence of these three main factors emphasize regional variability and led to propose a certain relationship between the different processes of the metal accumulation in the sediment and the variability of their concentrations within manganese nodules.

L. Leclaire et M. Denis-Clocchiatti, *Laboratoire de Géologie du Muséum, 43, rue de Buffon, 75005 Paris, associé au CNRS (LA 319 : Stratigraphie comparée des continents et des océans).*
E. Vergès, *Laboratoire de Géochimie des roches sédimentaires de l'Université de Paris XI, bâtiment 504, 91405-Orsay (ERA 765 : Sédimentologie et géochimie des éléments en trace). Anciennement boursière DGRST de l'Université de Paris VI au Laboratoire de Géologie du Muséum.*

1. Compte rendu de fin d'étude d'une recherche financée par la Délégation Générale à la Recherche Scientifique et Technique, Action concertée : Nodules polymétalliques (Décision d'aide nº 76.VII.1923)

Introduction

Trois campagnes du « Marion Dufresne » : Osiris — MD O (1973) et principalement Nosicaa — MD 06 (1975) et Sesam — MD 09 (1976) [1], ont permis le développement, dans le cadre des recherches scientifiques entreprises sous l'égide du Territoire des Terres Australes et Antarctiques Françaises, d'un programme de géologie sédimentaire : « Nature et âge des sédiments de l'océan Indien austral » [2]. La reconnaissance ainsi amorcée, qui a porté d'abord sur les bassins de Madagascar, de Crozet et sur les dorsales médio-océaniques adjacentes (dorsales centrale-indienne, ouest-indienne et est-indienne, fig. 1) a fait d'emblée apparaître la fréquence des dépôts polymétalliques sous forme d'encroûtements, de cuirasses et de champs de nodules, en association avec les différents types d'environnements : sédimentaires ou morphostructuraux. Simultanément, on a pu constater qu'il n'était pas rare de prélever des nodules polymétalliques enfouis (par carottage à piston) qui se sont avérés appartenir à des champs interstratifiés dans les dépôts pélagiques, comme l'ont montré les prélèvements de grande section (carottier A.E.T. : 1/4 m² de section). Sensibles à une incitation du CNEXO [3], nous avons mis particulièrement l'accent sur le thème « nature et âge des sédiments associés aux nodules polymétalliques dans l'océan Indien ».

C'est dans ce contexte que deux prototypes de préleveurs grande section ont été développés et pleinement mis en œuvre dans le cadre de la campagne Nemrode — MD 14 et qu'une stratégie d'étude des champs de nodules dans les bassins de l'océan Indien austral a été définie et soutenue par la Délégation Générale à la Recherche Scientifique et Technique. Il s'agissait dès lors, en associant le carottage à piston et le carottage grande section, d'effectuer une reconnaissance des divers environnements sédimentaires et structuraux à concrétions polymétalliques dans les bassins de Madagascar, de Crozet et le bassin Indien central. Il se trouve qu'à cet égard ces secteurs du domaine océanique indien présentent pour un minimum de surface la plus grande diversité : dorsales médio-océaniques, point triple, rides aséismiques, bassins océaniques à sédimentation presque uniquement pélagique (à faciès calcaire pur, à faciès carbonaté, à boues rouges et à faciès siliceux biogènes). Ce développement particulier des engins de prélèvement de grande section (1/4 et 1 m²), effectué en collaboration avec les TAAF, avait pour objectif le prélèvement d'échantillons suffisamment volumineux pour permettre l'étude de la nature et de l'âge des sédiments associés aux champs de nodules de surface et enfouis (interstratifiés dans les séries lithologiques condensées), de même que la mesure de la densité des nodules par simple dénombrement. Pour les champs de surface, il était aussi prévu une série de prises de vues couleurs avant prélèvement et éventuellement après. De plus, un tel échantillonnage autorisait une approche du problème de la géochimie des eaux interstitielles de ces sédiments, ce qui a été programmé à l'occasion de la campagne Nemrode — MD 14 (1977) [1].

Il s'agissait, en outre, de réexaminer le bien-fondé d'observations antérieures faisant

1. Ces campagnes n'ont pas eu pour seuls objectifs la reconnaissance d'environnements sédimentaires, leurs programmes comportaient aussi des objectifs géophysiques (Nosicaa, Sesam) et géochimiques (Nemrode).

2. Programme réalisé avec le soutien logistique et financier du Territoire des Terres Australes et Antarctiques Françaises.

3. Contrats n°s 74/1017, 75/5151 et 76/5317.

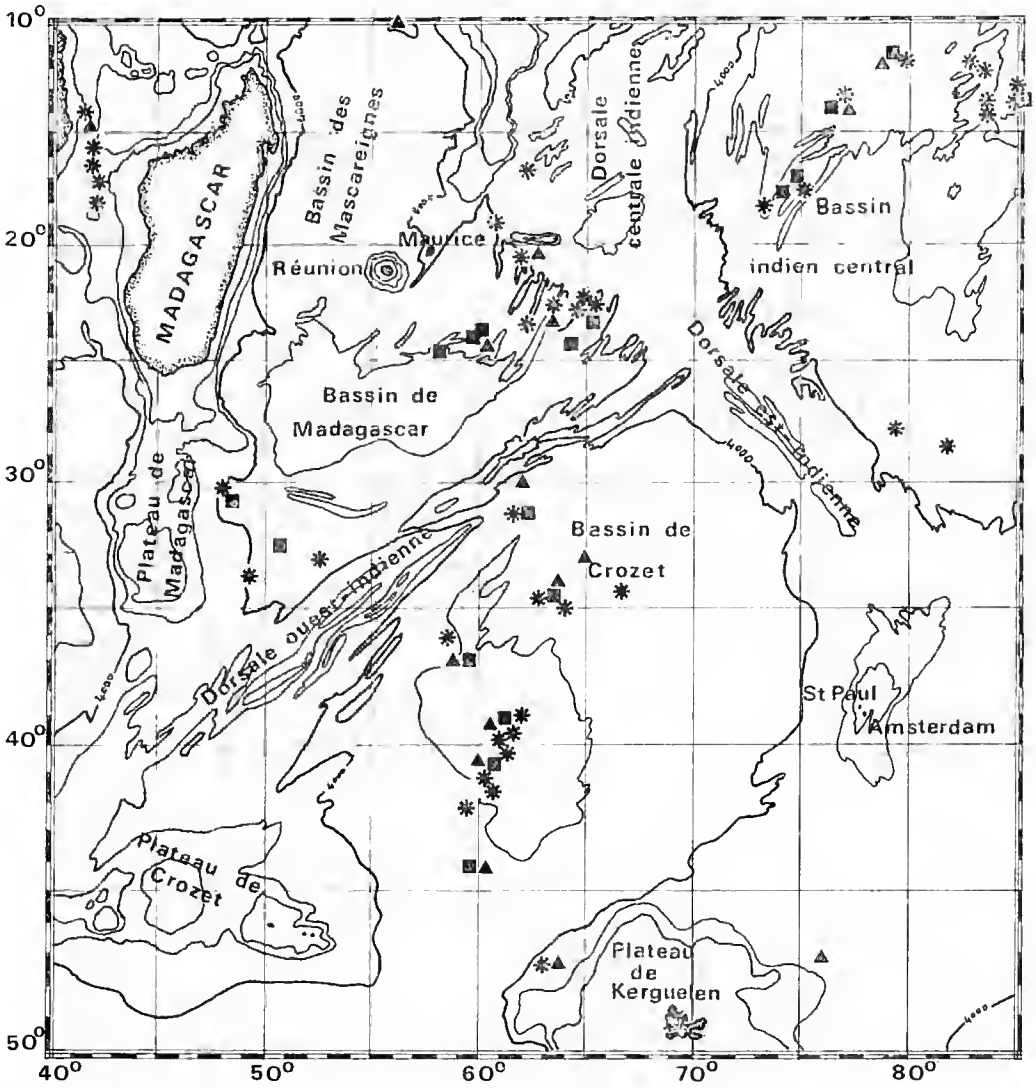

Fig. 1. — Localisation des principaux sites à concrétions métallifères dont l'étude a servi de base à l'établissement de ce travail. Les carrés indiquent les points de prélèvement en grande section ; les étoiles : les lieux de carottages à piston ; les triangles : les sites de dragage.

état, sinon d'une corrélation, du moins d'une coïncidence entre l'arrêt d'accumulation de dépôts dans les grands fonds (hiatus stratigraphique) et la présence quasi systématique de champs de nodules, en surface ou enfouis, soulignant ces anomalies. Ces observations, issues pour l'essentiel de l'étude biostratigraphique de prélèvements par carottages à piston, devaient ainsi être reprises à partir de carottes de grande section prélevées au cours des

campagnes Sesam et Nemrode. Il était entendu implicitement que la datation biostratigraphique des sédiments porteurs de nodules et des sédiments recouvrant les champs de nodules enfouis devait permettre une approche nouvelle du problème de la vitesse d'accrétion des constituants des nodules polymétalliques et ainsi offrir, éventuellement, la possibilité de tester les deux théories : croissance lente et croissance rapide.

En bref, l'objectif était de dégager des paramètres sédimentologiques caractéristiques d'environnements, lesquels, par le fait de la présence de nodules, s'avéraient favorables à la formation de ces concrétions polymétalliques.

I. CONDUITE DE LA RECHERCHE

A. — Orientation générale de la recherche

Les actions préalablement entreprises en matière de recherche des relations éventuelles entre environnements sédimentaires et champs de nodules polymétalliques, soutenues par le CNEXO, ont été effectuées dans la perspective d'une grande reconnaissance. Il pouvait difficilement en être autrement eu égard au fait que l'océan Indien était peu connu et compte tenu du fait que les campagnes à bord du « Marion Dufresne », bien qu'à dominante de géologie sédimentaire, étaient des campagnes polydisciplinaires (géophysique associée par exemple) pour lesquelles le thème « nodules » ne constituait qu'un des éléments du programme. En outre, il nous a semblé intéressant d'effectuer, dans un délai le plus bref possible, une prospection des différents domaines morphostructuraux dont la variété est si caractéristique de l'océan Indien austral (dorsale médio-océanique à trois branches, trois bassins océaniques, plusieurs rides aséismiques et grandes failles de transformation). Cette orientation des travaux vers une prospection à grands traits commencée au préalable a été poursuivie et accélérée dans le cadre de cette convention de recherche, avec notamment la campagne Nemrode — MD 14 dont l'essentiel du programme était centré sur l'étude du phénomène « concentrations métallifères ».

B. — Définition de la stratégie des prélèvements

Lancés dans cette prospection à grands traits, nous avons essayé de valoriser au maximum les stations du navire au niveau de sites particulièrement intéressants du point de vue des nodules polymétalliques. C'est dans ce souci qu'il est apparu nécessaire d'accélérer le développement de préleveurs de grande section (A.E.T. 1/4 m² et S.I.P.A.N. 1 m² de section avec prise de vues) et d'estimer l'importance particulière des informations scientifiques qu'ils pouvaient spécifiquement apporter (Leclaire, 1977). A ce type d'échantillonnage ont toujours été associés les prélèvements par carottier à piston avec carottier « pilote » pour l'interface eau-sédiment dans le but d'étudier l'évolution des phénomènes dans les temps plus récents. De plus, nombre de sites ainsi prospectés ont été reconnus par photographies sous-marines des fonds, et enfin une grande quantité de concrétions polymétalliques

destinées à la collection du Muséum fut recueillie par dragage. La succession des opérations à la verticale d'un même site a eu lieu, en général, de la manière suivante : un ou deux carottages à piston, puis prise de vues sous-marines, prélèvement de grande section et dragage. A l'occasion de la campagne Nemrode, une technique, nouvelle pour le « Marion Dufresne », a été expérimentée : la mise en œuvre des préleveurs libres du CNEXO, technique permettant d'effectuer une première prospection du site avant la mise en station du navire.

C. — Le choix des méthodes d'étude

Il a été conditionné par la nature même de cette prospection à grands traits et les spécialités propres aux différents membres de l'équipe engagés dans ces opérations. Initialement, il s'agissait d'effectuer, dès la mise à bord des prélèvements, une analyse lithologique et une estimation quantitative des phases minérales majeures constituant les sédiments associés aux nodules, ainsi qu'une datation de ces dépôts par les méthodes biostratigraphiques. On a procédé par la suite, au laboratoire, à un recalage des estimations quantitatives effectuées à bord en s'appuyant, par exemple, sur des données issues de la mesure de la quantité de calcaire par calcimétrie et à une vérification (voire à une précision) des âges obtenus par la mise en œuvre, chaque fois que nécessaire, du microscope électronique à balayage. Toutes les analyses en laboratoire ont porté sur des prélèvements volumétriques permettant d'obtenir teneur en eau, densité du sédiment humide et du sédiment sec. Cet ensemble de méthodes simples a, par la suite, été étoffé par la mise en œuvre d'une méthode d'analyse spectrale de la composition minéralogique du sédiment total : la spectrophotométrie d'absorption infrarouge (Fröhlich et Leclaire, 1981) qui, après comparaison avec les données obtenues par diffractométrie des rayons X, s'est avérée très bien adaptée à l'analyse des sédiments pélagiques. Plus récemment, le problème de la concentration dans les sédiments des principaux métaux des nodules (Fe, Mn, Ni, Cu et Co) s'est posé et c'est en collaboration avec le Laboratoire de Géochimie des Roches sédimentaires d'Orsay (Paris XI) que la recherche de ces métaux, par analyse en absorption atomique, a été lancée.

En résumé, à la stratigraphie générale des dépôts pélagiques à nodules polymétalliques ont été associées des techniques physico-chimiques permettant de mieux cerner les proportions relatives des phases minérales majeures et des principaux métaux contenus dans les sédiments, entrant plus ou moins dans la composition des nodules polymétalliques associés,

D. — Les différentes orientations de la recherche

Elles transparaissent dans l'exposé du choix des méthodes. La première, fondamentale à nos yeux, est toujours l'analyse stratigraphique des sédiments à nodules associés avec, comme paramètres caractéristiques de l'environnement sédimentaire, outre les proportions relatives des minéraux en présence, leur taux d'accumulation en g/cm^2/1 000 ans. Il s'agissait aussi d'approcher l'âge des nodules par une appréciation de l'intervalle de temps pendant lequel ils se sont formés. Dans le cadre de cette analyse stratigraphique, on s'est aussi efforcé de mesurer la densité d'occupation des nodules sur le fond par comptage direct sur les prélèvements de grande section et, pour quelques points particuliers, de caractériser

la distribution granulométrique et morphoscopique de ces concrétions. L'importante collecte de nodules polymétalliques par les différents types de prélèvements évoqués ci-dessus n'a pas tardé de poser le problème de la composition minéralogique et chimique de ces concrétions. Cette orientation a été développée au Laboratoire de Minéralogie du Muséum (E. A. Perseil) en coordination avec notre programme de recherche. Les résultats progressivement obtenus dans le cadre de cette collaboration par la mise en commun des données sédimentologiques, minéralogiques et chimiques; nous ont incités à ouvrir une orientation de recherche, nouvelle pour nous, mais fortement adossée à celle évoquée ci-dessus : l'approche des conditions d'accumulation des métaux dans les sédiments et la mesure de leur taux d'accumulation. La synthèse des informations en provenance de ces diverses orientations de recherche, toujours en cours, nous a cependant conduits à formuler des propositions nouvelles et à jeter les bases de modèles simples. C'est le point sur cette synthèse qui fait l'objet du présent travail.

II. ANALYSE ET INTERPRÉTATION

A. — Les grands traits de l'environnement sédimentaire dans les bassins étudiés et la présence des champs de nodules

Il était entendu, dans les objectifs exposés ci-avant, que les différentes étapes de la reconnaissance sédimentologique entreprise avaient d'abord pour but d'approcher la caractérisation des conditions de sédimentation des phases minérales majeures entrant dans la constitution des principaux faciès pélagiques (carbonatés, siliceux biogènes et boues rouges des grands fonds). Rappelons la nature de ces principales phases : le calcaire, la silice biogène, les silicates de fer amorphes et le fond de matériaux détritiques (quartz, glacio-détritique, kaolinite, gibbsite, etc.) apportés par les glaces ou par le vent. Parmi ces constituants, le calcaire (essentiellement biogène) joue un rôle prépondérant, non seulement parce que c'est en moyenne la phase la plus abondante, mais surtout parce qu'étant facilement remis en solution par grands fonds dans les océans actuels, il intervient soit comme diluant d'importance variable avec la profondeur, soit comme entraîneur d'autres substances, les métaux par exemple. En outre, cette remise en solution en fonction de la profondeur de dépôt pose le problème de la signification des données numériques exprimées en pour cent, en ppm par rapport au sédiment total dont la composition — en ce qui concerne l'importance relative des phases minérales majeures — s'avère ainsi dépendante de la profondeur. Il nous est donc apparu comme fondamental d'une part de tenter avant tout de modéliser la sédimentation calcaire, d'autre part de caractériser la sédimentation en général non plus en termes de « vitesse linéaire » (cm/1 000 ans), mais en termes de taux d'accumulation (g/cm²/1 000 ans) avant de focaliser notre attention sur la présence ou l'absence de nodules.

1. Flux de particules et taux d'accumulation du calcaire sur le fond des bassins étudiés

Toute tentative de caractérisation de la sédimentation calcaire actuelle ou très récente passe nécessairement par une datation, la plus précise possible, des matériaux à l'interface

eau-sédiment et suppose des techniques d'échantillonnage permettant d'espérer le minimum de perturbation de cette interface au moment du prélèvement. D'où l'utilisation systématique du carottier « pilote » associé au carottier Kullenberg, le soin particulier apporté aux réglages du carottier à piston et la mise en œuvre des préleveurs de grande section. D'où aussi la nécessité — impérative — d'étager au maximum les prélèvements en fonction de la profondeur ; ceci implique qu'avant de prélever le champ de nodules, il convient de s'intéresser simultanément à son environnement même lointain.

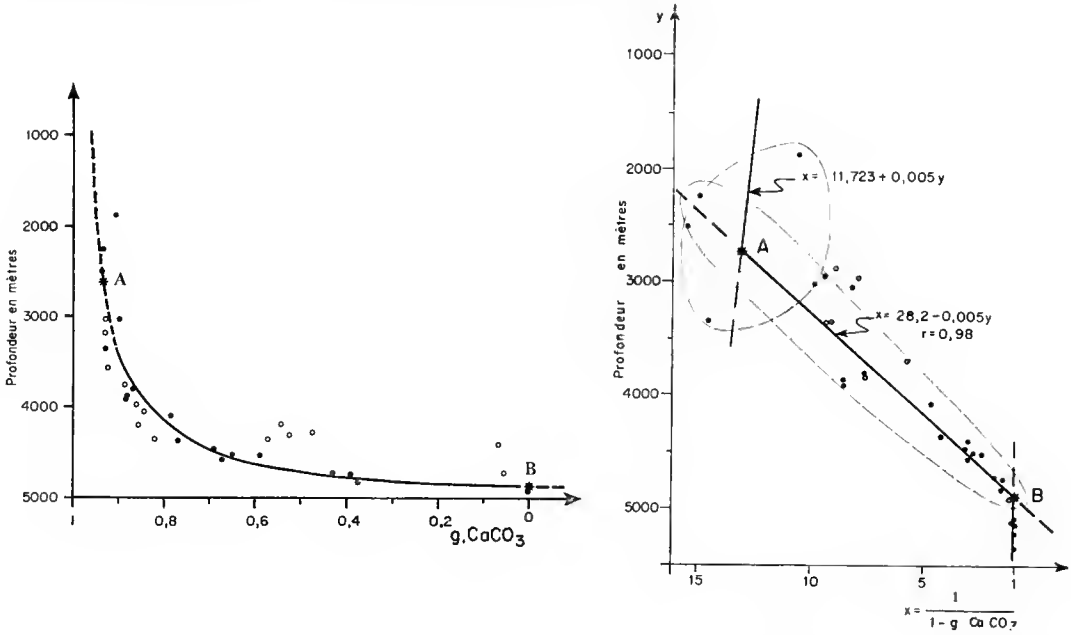

Fig. 2. — Le calcaire dans les sédiments et leur profondeur de dépôt au niveau du site de l'Osborn Knoll et du secteur sud-équatorial du bassin Indien central (points) et du secteur sud du bassin Indien central (cercles). A gauche, dans un système profondeur-teneur en $CaCO_3$ (en fraction d'unité) ; à droite, dans un système profondeur - 1/R. Dans ce dernier diagramme, la droite de régression linéaire n'a été obtenue qu'à partir des valeurs figurées par les points. L'équation de cette droite — définie entre les points A et B — permet d'obtenir l'équation de l'hyperbole modélisant la distribution des points dans le diagramme de gauche. A correspondrait à la Profondeur de Début de Dissolution et B à la « CCD ».

C'est compte tenu de ces observations qu'ont été sélectionnés et exploités deux secteurs : le secteur occidental du bassin de Madagascar et du flanc oriental de la structure aséismique du plateau malgache, l'Osborn Knoll adossé, dans le bassin Indien central, à la ride du 90e Est, caractérisés par une moindre rugosité du plancher basaltique et une progressivité des profondeurs de dépôt (faible pente). L'exploitation des données relatives à ces deux secteurs et à d'autres (bassin de Crozet, par exemple) a été faite par l'un d'entre nous (Denis-Clocchiatti, 1979 et 1980). Au terme d'une analyse de la qualité des prélèvements et de l'âge biostratigraphique des dépôts actuellement au contact de l'eau de mer, certaines données ont été rejetées ; celles répondant aux critères évoqués ci-dessus sont

représentées dans un diagramme profondeur-teneur en $CaCO_3$ (fig. 2). Comme cela a déjà été montré par ailleurs, une dépendance nette entre teneur en $CaCO_3$ et profondeur de dépôt apparaît clairement, l'allure de la distribution suggère d'emblée une relation de type hyperbolique entre teneurs en calcaire des sédiments et profondeurs de dépôt. Dans cette hypothèse, on peut écrire que :

$$CaCO_3 = \frac{a}{c} + \frac{K}{c.P + d}$$

selon l'expression canonique de la fonction homographique avec $CaCO_3$: teneur en calcaire en fraction d'unité ou en % ; P : profondeur en mètres.

Ceci peut s'écrire encore :

$$CaCO_3 = \frac{a}{c} + \frac{1}{\alpha.P + \beta}$$

L'examen de la distribution naturelle des points montre que lorsque $\alpha.P + \beta$ tend vers l'infini, $CaCO_3$ tend vers 1 ou 100 % ce qui, en résumé, permet d'écrire :

$$\frac{1}{1 - CaCO_3} = -(\alpha.P + \beta)$$

Cette équation permet, outre une transformée mathématique de l'hyperbole en droite, l'application du test des moindres carrés (fig. 2). Les résultats obtenus : équations numériques, coefficients de corrélation, montrent qu'en ce qui concerne l'exemple choisi, une simple équation hyperbolique rend parfaitement compte de la distribution des données naturelles (fig. 2). Un traitement de même nature appliqué à des données en plus grand nombre extraites graphiquement de la littérature (Kolla *et al.*, 1976) permet d'arriver à des résultats identiques (fig. 3).

Dans le développement déjà fait à ce sujet par l'un d'entre nous (M. Denis-Clocchiatti), retenons ici la distribution des points naturels transformés dans un diagramme profondeur — 1/R (R pour « résidu » = 1 — $CaCO_3$; fig. 2 et 3). Ces diagrammes montrent clairement l'existence de deux profondeurs remarquables A et B ; A limitant deux domaines superposés, le moins profond étant caractérisé par une forte dispersion des teneurs transformées avec en dessous un deuxième domaine où l'alignement des données est caractéristique ; ce domaine est limité en B par la CCD, point d'annulation des teneurs en calcaire. Il apparaît possible de déterminer ainsi par un traitement statistique ces deux profondeurs remarquables. Il est aussi évident que la distribution hyperbolique évoquée ci-dessus des teneurs en $CaCO_3$ en fonction de la profondeur n'est correctement définie qu'entre A et B. Lorsque les données relatives à de faibles profondeurs de dépôt sont suffisamment nombreuses (fig. 3), il apparaît que la distribution des teneurs en $CaCO_3$ se fait schématiquement selon deux hyperboles rappelant à certains égards le schéma de principe proposé par Lisitzin (1971). De fait, on a pu constater qu'au-dessus de la profondeur A, les sédiments ne montraient pas de traces manifestes de dissolution, mais plutôt des remaniements avec présence de fragments volcano-détritiques, etc., traduisant, semble-t-il, l'intuition de Lisitzin d'une dilution du calcaire dans les zones hautes. Par contre, entre A et B (CCD), la dissolution progressive des squelettes du microplancton calcaire est manifeste et la droite A — B dans le système de référence profondeur — 1/R n'est autre chose que la transformée mathématique de

l'hyperbole modélisant l'évolution des teneurs en $CaCO_3$ en fonction de la profondeur. Elle traduit à la fois l'accumulation et la remise en solution progressive (linéairement fonction de la profondeur) du calcaire déposé à l'interface eau-sédiment. En d'autres termes (ceci a été abondamment développé par ailleurs ; Denis-Clocchiatti, 1980), la profondeur de dépôt A, déterminée statistiquement, semble correspondre à la profondeur de dissolution perceptible du carbonate de calcium et, en conséquence, a été appelée « PDD » (profondeur de début de dissolution).

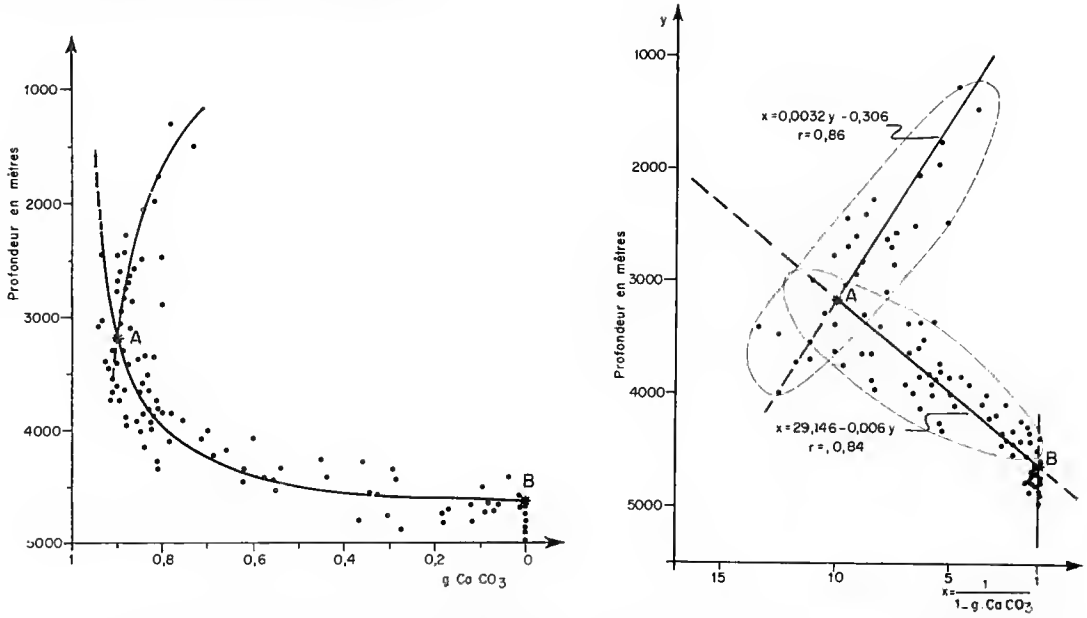

Fig. 3. — Le calcaire dans les sédiments et leur profondeur de dépôt en domaine intertropical dans l'océan Indien (20-30° Sud, à partir d'une reprise des données extraites de Kolla *et al.*, 1976). A gauche, dans un système profondeur-teneur en $CaCO_3$ (en fraction d'unité) ; à droite, dans un système profondeur - 1/R. Dans ce dernier cas, l'abondance des données permet de distinguer deux nuages de points caractérisés chacun par une droite de régression linéaire. A ces deux droites, correspondent, à gauche, deux hyperboles rendant compte de la distribution générale des teneurs en calcaire en fonction de la profondeur. A : point de rencontre des deux droites correspondrait au point de début de dissolution (mieux défini que dans la fig. 2) ; B étant la « CCD ».

Étant en possession de l'équation de la droite A-B décrivant le nuage de points, on peut écrire qu'en domaine où la dissolution a lieu, l'accumulation de sédiment par rapport à la profondeur de référence, PDD, est de la forme : $Acc = Ro\ (\alpha\ P + \beta)$, où Ro, exprimée en fraction d'unité ou en %, $= 1 - CaCO_3$ à la PDD (Pour des exemples numériques, voir tabl. I.)

Enfin, la détermination de la moyenne quadratique de la « densité sèche » : gramme de matière sèche par cm^3 (après dessication de prélèvements volumétriques) et de la vitesse linéaire de sédimentation (cm/1 000 ans) dans le domaine situé au-dessus de la « profondeur de début de dissolution » permet aisément d'accéder à l'équation simple décrivant le taux

d'accumulation du calcaire et du sédiment total ou le taux de redissolution du calcaire en fonction de la profondeur. On peut en effet écrire pour un secteur donné :

Flux de sédiment total (en g/cm²/1 000 ans) = « densité sèche » (en g/cm³) × vitesse de sédimentation (cm/1 000 ans),

soit : F = g/cm²/cm/1 000 ans,

et $\theta = F\,[Ro\,(\alpha P + \beta)$: θ étant le taux d'accumulation de sédiment en fonction de la profondeur en g/cm²/1 000 ans ; F étant le flux total de sédiment dans la zone hors dissolution.

On peut démontrer que le taux d'accumulation du calcaire dans la tranche de profondeur considérée comme sous-saturée en carbonates dissous est :

θ calc. $= F\,[Ro\,(\alpha P + \beta - 1)]$ (exemples numériques, voir tabl. 1).

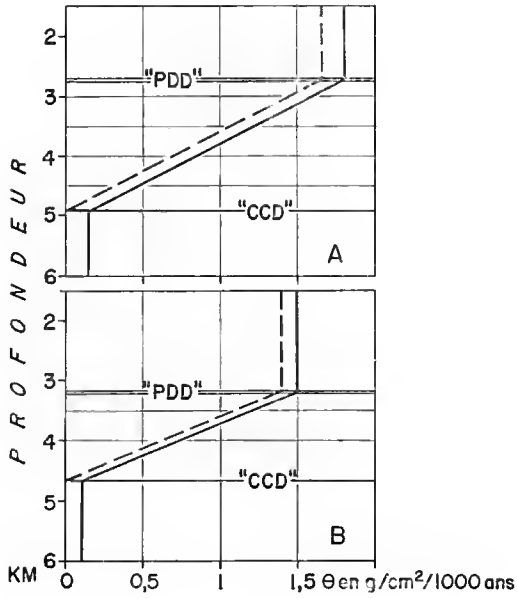

Fig. 4.

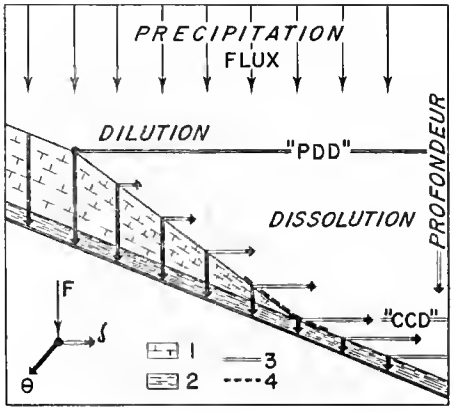

Fig. 5.

Fig. 4. — Modélisation des taux d'accumulation du sédiment total (trait plein) et du calcaire (tirctés) en fonction de la profondeur dans le bassin Indien central, secteur de l'Osborn Knoll (A), et en domaine subtropical dans l'océan Indien (d'après les données extraites graphiquement de Kolla *et al.*, 1976 ; B).

Fig. 5. — Illustration des conséquences de la redissolution du calcaire sur l'accumulation des sédiments dans les bassins océaniques étudiés.

F : flux total de sédiment à l'interface eau-sédiment ; θ : taux d'accumulation (de fossilisation) du sédiment total ; δ : taux de redissolution du calcaire ; « PDD » ; profondeur de début de dissolution ; « CCD » : « calcite compensation depth » ou profondeur de dissolution totale du calcaire pour laquelle $\theta = \delta$.

1, le calcaire des Nannofossiles et des Foraminifères ; 2, phase non carbonatée du sédiment (1 — $CaCO_3$ = R pour résidu) constituant l'essentiel des boues rouges ; 3, surface de base isochrone schématisant une pente topographique ; 4, localisation des maxima de fréquence des interstratifications de nodules dans le bassin de Madagascar.

TABLEAU I. — Données numériques caractéristiques résultant de la modélisation des conditions d'accumulation du calcaire dans les sédiments.

ZONES / CARACTÉRISTIQUES	Bassin de Madagascar	Bassin Indien central (secteur de l'Osborn Knoll)	20-30° Sud (d'après les données de KOLLA *et al.*, 1976)
« PDD » (en m)	1 640	2 730	3 200
« CCD » (en m)	4 815	4 915	4 650
Accumulation de sédiment total [1] en fonction de la profondeur P	$1{,}509\text{-}29{,}97.10^{-5} \times P$	$2{,}138\text{-}41{,}69.10^{-5} \times P$	$2{,}93\text{-}60{,}33.10^{-5} \times P$
Accumulation de calcaire [1] en fonction de la profondeur P	$1{,}443\text{-}29{,}97.10^{-5} \times P$	$2{,}062\text{-}41{,}69.10^{-5} \times P$	$2{,}83\text{-}60{,}33.10^{-5} \times P$
θ Sédiment [2]	$2{,}263\text{-}44{,}96.10^{-5} \times P$	$3{,}845\text{-}75{,}04.10^{-5} \times P$	$4{,}396\text{-}90{,}49.10^{-5} \times P$
θ Calcaire [2]	$2{,}164\text{-}44{,}96.10^{-5} \times P$	$3{,}711\text{-}75{,}04.10^{-5} \times P$	$4{,}245\text{-}90{,}49.10^{-5} \times P$

1. Accumulation de sédiment total et de calcaire exprimée en fraction d'unité (acc. sédiment = 1 à la « PDD »).
2. θ sédiment et calcaire exprimée en g/cm2/1000 ans.

Il résulte du résumé qui précède une modélisation simple de l'accumulation du sédiment et du calcaire en fonction de la profondeur et particulièrement entre la PDD et la CCD (fig. 4 et 5). Les implications de ce modèle sont les suivantes :

— Il n'y a pas de dissolution notable du calcaire pendant la sédimentation.

— Le taux d'accumulation de la fraction insoluble ($1 - CaCO_3$) du sédiment est constant et indépendant de la profondeur. Autrement dit, le phénomène de dissolution du calcaire a lieu à l'interface eau-sédiment après dépôt. Ceci suppose un entraînement extrêmement rapide sur le fond des squelettes de Foraminifères et de Coccolithophoridés, seuls agents précipitants en domaine pélagique du calcaire dissous dans l'eau de mer.

— Par ailleurs, en plus de la CCD, la profondeur de début de dissolution du calcaire (PDD) apparaît comme un lieu remarquable qui pourrait bien correspondre (aux remaniements du sédiment près) au point d'équilibre des carbonates dissous dans l'eau de mer ($\Omega = 1$; fig. 6) et qui, dans cette hypothèse, serait indépendant de la quantité de calcaire précipité par le microplancton (productivité), mais uniquement dépendant de la sous-saturation en carbonates dissous de l'eau de mer ; rappelons que la CCD dépend des deux.

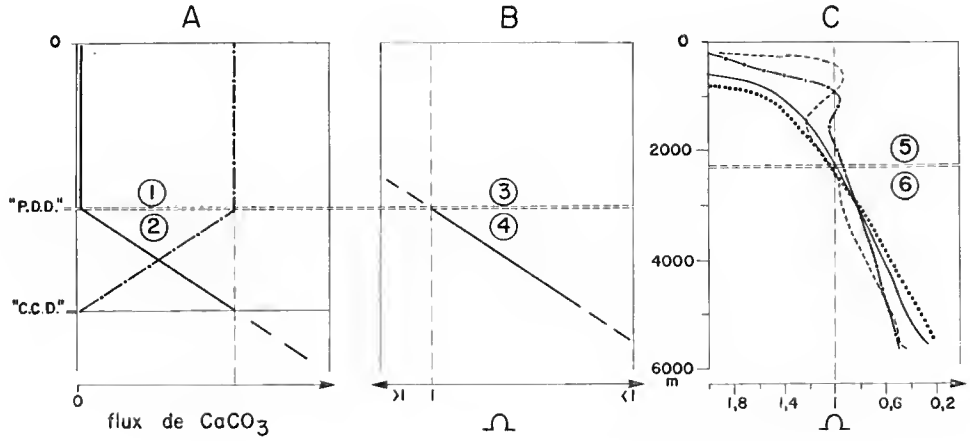

Fig. 6. — Relation proposée entre les conditions d'accumulation du calcaire à l'interface eau-sédiment et l'état d'équilibre des carbonates dissous dans l'eau de mer.

A : Schéma théorique résultant de l'étude de la répartition des teneurs en $CaCO_3$ dans les sédiments : 1, domaine d'accumulation, sans perte, du calcaire ; 2, domaine de dissolution du calcaire linéairement dépendante de la profondeur. Accumulation en points-traits, pertes en trait plein.

B : Schéma théorique figurant les caractéristiques de l'eau de mer telles qu'on peut les représenter à partir de A ; 3, eau de mer sursaturée en carbonates ($\Omega > 1$) ; 4, eau de mer à sous-saturation en carbonates linéairement dépendante de la profondeur ($\Omega < 1$).

C : L'état d'équilibre des carbonates dissous dans l'eau de mer d'après les données des géochimistes : 5, domaine des eaux sursaturées ($\Omega > 1$) ; 6, domaine des eaux à sous-saturation en carbonates grossièrement fonction de la profondeur. Les mesures ont été effectuées dans le nord de l'océan Indien (traits-points) par Ingle (1975), dans l'Atlantique (tiretés), le Pacifique Sud (points) et le Pacifique équatorial (trait plein) par Takahashi (1975).

C'est à partir simultanément des différents modèles de distribution du calcaire dans les sédiments établis pour les bassins de Madagascar, de Crozet et le bassin Indien central et des mesures de densité associées à différents types d'analyses (au microscope optique sur frottis, par spectrophotométrie d'absorption infrarouge, etc.), que le taux d'accumulation des différentes phases minérales entrant dans la composition des sédiments accumulés hors zone de dissolution a pu être déterminé en moyenne (voir tabl. II). On remarquera l'importance de la phase calcaire par rapport aux autres constituants, sauf dans le secteur particulier des abords nord-est du plateau de Crozet.

2. Les zones à non-accumulation, les séries lithologiques condensées et la présence de nodules polymétalliques

Ce paragraphe reprend pour l'essentiel et résume les données présentées à l'occasion du récent colloque international du CNRS tenu à Gif-sur-Yvette en 1978 (Denis-Clocchiatti *et al.*, 1979).

Rappelons que c'est en prospectant des secteurs à très faible revêtement sédimentaire, le plus souvent hypercondensé, au niveau des flancs de dorsale, dans le but d'échantillonner à l'aide du carottier à piston des séries anciennes (Miocène, Oligocène, Éocène, etc.), que nous avons presque systématiquement trouvé des nodules polymétalliques en surface ou enfouis, alors qu'ils n'étaient pas recherchés. Cette association séries lithologiques condensées — nodules polymétalliques a déjà fait l'objet d'études (Leclaire *et al.*, 1976*a* ; Giannesini, 1977). A ces occasions, un rapprochement avait été fait entre la présence de nodules et l'existence de périodes de non-accumulation caractérisant ces séries condensées (fig. 7). Il est en outre remarquable de constater que ces dépôts, qui peuvent être encore fortement carbonatés (75 % de $CaCO_3$ par exemple) et qui, selon leur âge, peuvent passer à des boues rouges, se sont constitués par des profondeurs de l'ordre de 3 800 à 4 500 m environ, c'est-à-dire par des profondeurs pour lesquelles le taux d'accumulation prévisible est de l'ordre de 0,4 à 0,1 g/cm²/1 000 ans. Ces faibles taux d'accumulation (de fossilisation) par rapport au flux de particules arrivant à l'interface eau-sédiment (de l'ordre de 1,5 g/cm²/1 000 ans) résultent, bien entendu, de la dissolution du calcaire aux profondeurs indiquées (comparer fig. 4 et 5).

En bref, les carottages à piston ont mis en évidence que la condensation lithologique avait deux origines principales : un faible taux d'accumulation de sédiment en relation avec une forte dissolution du calcaire et des interruptions dans l'accumulation sur le fond, voire des périodes d'érosion. Ces constatations sont très rapidement devenues pour nous l'un des guides de prospection des champs de nodules interstratifiés. Mais, pour concrétiser davantage les relations entre la présence de nodules dans un tel contexte sédimentaire, il était nécessaire d'effectuer des prélèvements de grande section de manière à pouvoir effectivement échantillonner des champs de nodules de surface et enfouis en examinant les principaux paramètres qui les caractérisent (densité, granulométrie, morphométrie, etc.). C'est ce qui nous a conduits à développer, avec l'aide des TAAF, les deux préleveurs de grande section, A.E.T. et S.I.P.A.N., mis en œuvre en particulier pendant la campagne Nemrode — MD 14. Il en est résulté un premier travail, publié antérieurement, présentant les paramètres esquissés ci-dessus (Leclaire *et al.*, 1977), travail repris et étendu par la suite (Denis-Clocchiatti *et al.*, 1979).

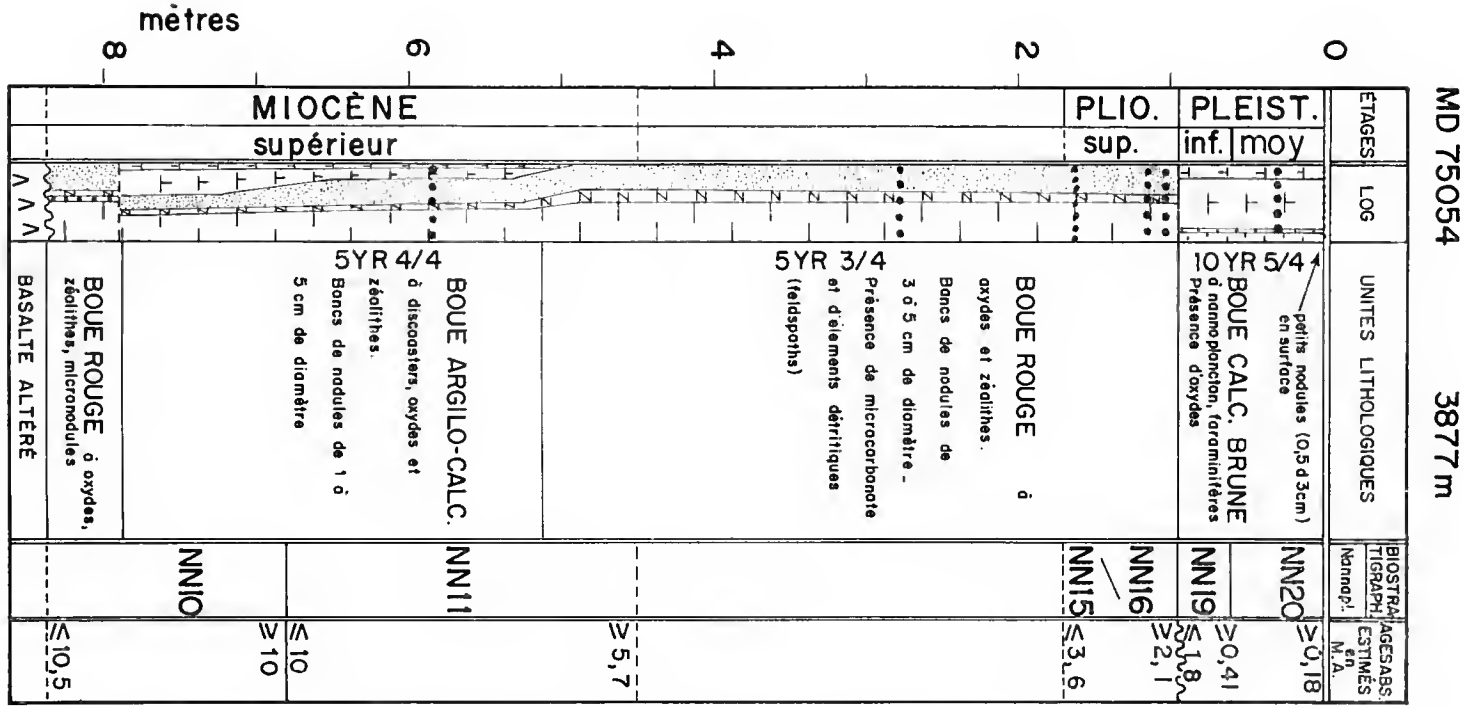

FIG. 7. — Un exemple de série lithologique condensée à nodules polymétalliques, la carotte MD 75054 (d'après GIANNESINI, 1977).

Tableau II. — Taux d'accumulation moyen des différentes phases minérales majeures caractérisant la sédimentation dans les zones étudiées.

θ en g/cm²/1000 ans DOMAINES	TOTAL	Calcaire	Foraminifères	Nanno-fossiles	« Insoluble »	Silice biogène	Radiolaires	Diatomées	Complexes silico-ferriques	Détritique
Subtropical (Bassin de Madagascar, secteur du plateau malgache)	1,5	1,4	0,15	1,25	0,1	≃ 0,01	0,004	0,006	0,06	0,02
Sud-équatorial (Bassin indien central)	2	1,87	0,5	1,37	0,13	0,04	0,02	0,02	0,06	0,03
Sub-tropical — subantarctique (Bassin de Crozet nord)	2	1,83	≃ 0,03	1,8	0,19	0,05	0,01	0,04	0,09	0,05
Antarctique [1] (contreforts N-E du plateau de Crozet)	7	0,7	0,015	0,685	6,3	4,2	0,7	3,5	0,1 (?)	2

1. Ces valeurs ne sont données qu'à titre indicatif, le secteur considéré n'étant pas encore suffisamment étudié.

En résumé, la relation entre arrêts de sédimentation et présence de champs de nodules semble maintenant établie, non seulement en milieu à sédimentation carbonatée où le phénomène est le plus fréquent et le plus facilement mis en évidence, mais aussi en séries décarbonatées, à silice biogène ou non, où les champs de nodules enfouis sont nettement plus rares et généralement moins denses que ceux de surface. Ces observations portent sur 80 sites répartis dans le bassin de Madagascar, le bassin de Crozet et le bassin Indien central, par des profondeurs allant de 4 000 à 5 300 m environ (fig. 1). Il est difficile, sinon quasiment impossible, dans l'état actuel de nos connaissances, d'expliquer les raisons de cette érosion de matériaux dans les grands fonds. En effet, si l'existence de puissants courants de fond à l'origine d'une non-accumulation, voire d'érosion avec redistribution des sédiments, a pu être physiquement mise en évidence au niveau de zones de passage d'eaux de fond, très particulières, dans le Pacifique et l'Atlantique par exemple, rien de tel n'a pu être démontré au centre des bassins, à fortiori au niveau des zones à topographie rugueuse du plancher basaltique des flancs de dorsale néogènes. Cette difficulté est sans doute à l'origine d'un certain scepticisme de la communauté scientifique vis-à-vis de l'existence généralisée de telles zones d'érosion ou de non-accumulation. Cependant, l'océanographie physique et particulièrement la dynamique des masses d'eaux vient de mettre en évidence des phénomènes jusqu'à présent inconnus : les tourbillons. L'analyse de la trajectoire de cette circula-

tion tourbillonnaire, au premier abord affectant principalement les eaux de surface, a montré en plusieurs endroits que la topographie du fond (chaînes de seamounts, dorsales médio-océaniques, etc.), avait une forte influence sur le comportement de ces tourbillons et qu'ils étaient même susceptibles de s'ancrer véritablement sur ces zones de relief (H. Lacombe, Laboratoire d'Océanographie physique, *comm. orale*). De l'avis des spécialistes, il est plus que probable que ces tourbillons peuvent provoquer une certaine turbulence des eaux de fond et ainsi redistribuer, voire disperser, les dépôts accumulés sur ces reliefs ou en voie de sédimentation. Dans l'attente de recherches nouvelles orientées particulièrement vers l'étude de l'effet de ces phénomènes sur l'accumulation des particules sur le fond, retenons que l'approche intuitive de Lisitzin (1972 : 64) suffisait à prédire pour le sédimentologue une redistribution des particules des points hauts vers les points bas au moins au niveau des zones rugueuses du plancher basaltique. Cette approche n'a fait d'ailleurs qu'exprimer d'innombrables faits d'observations issus de l'étude des carottes obtenues par carottage à piston et montrant dans de telles régions une condensation sédimentaire par érosion ou arrêt d'accumulation au niveau des points hauts et une suraccumulation au niveau des points bas adjacents. Cette observation est à rapprocher de celle tout aussi couramment effectuée en domaine à fort taux d'accumulation sédimentaire, non interrompu, comme par exemple les contreforts du plateau de Crozet (tabl. II) où aucun champ de nodules n'a jusqu'à présent pu être échantillonné.

3. Une approche nouvelle de l'âge et de la durée de formation des nodules

Partant des considérations qui précèdent et admettant en première approximation que les hiatus sédimentaires occupés par les nodules polymétalliques sont, en moyenne, plutôt dus à un phénomène de non-accumulation qu'à un phénomène d'érosion violente, on peut à l'aide des techniques de datation biostratigraphique (voir Denis-Clocchiatti *et al.*, 1979) estimer l'âge des sédiments porteurs de nodules et celui des sédiments recouvrants et, ainsi, approcher la durée maximale de la période de non-accumulation de sédiments. Dans la mesure où l'on admet une relation directe entre non-accumulation et développement des concrétions avec comme corollaire un arrêt de leur croissance s'il y a reprise de l'accumulation, on peut dès lors estimer non seulement l'âge de la période de formation des nodules, mais aussi sa durée maximale. Ceci a été tenté et nous a permis d'estimer des vitesses de croissance de l'ordre de 0,15 à 0,4 mm/1 000 ans. Ces valeurs, très variables, représentent des vitesses de toutes façons minimales. Elles sont en profond désaccord avec celles fournies par la théorie de la croissance lente, inapplicable en toute rigueur aux résultats obtenus à partir de l'étude des prélèvements de grande section, en particulier en séries carbonatées dans le bassin de Madagascar. Ajoutons enfin que si, par conséquent, des vitesses supérieures peuvent être prévisibles, la formation de champs de nodules quasi instantanée ou très rapide (moins de 10 000 ans) ne permet pas non plus de tenir compte de l'ensemble des données sédimentologiques ; ce point a déjà été discuté par ailleurs (Leclaire *et al.*, 1977 ; Denis-Clocchiatti *et al.*, 1979).

4. Densité, morphologie des nodules et nature, propriétés physiques de l'environnement sédimentaire

Si l'on peut penser, en fonction de ce qui précède, que la présence de nodules sur le fond semble bien totalement indépendante de la nature du sédiment porteur, finalement de la nature de la sédimentation (calcaire, boue rouge décarbonatée, boue siliceuse biogène, etc.), il n'en va peut-être pas de même en ce qui concerne la forme et la densité des nodules à l'interface ou interstratifiés. On sait déjà qu'en règle générale les nodules de type sphérique à subsphérique, mononucléés, sont caractéristiques des champs les moins profonds, au niveau des parties rugueuses des flancs de dorsale dans les bassins étudiés. Par contre, les nodules des grands fonds : en paysage de plaine abyssale (5 000 à 5 400 m), dans le bassin de Crozet, le bassin Indien central, sont plutôt de type dit bothryoïdal, voire discoïde, polynucléés (Giannesini, 1977). Par ailleurs, si la densité d'occupation (en nombre) sur le fond des nodules de semi-profondeur, à l'interface eau-sédiment, peut être comparée à celle des nodules des grands fonds à l'interface, il n'en va plus de même en ce qui concerne les champs interstratifiés.

		Nombre de nodules/m³	Poids en kg/m³
Bassin de Madagascar	AET 7605	832	55,1
	AET 76011	2 324	37,7
Bassin de Crozet	AET 7607	192	2,9
	AET 7608	558	9,9

Les quelques exemples présentés dans le tableau ci-dessus montrent en effet que la fréquence et la densité des champs de nodules interstratifiés sont nettement supérieures en faciès carbonatés à faiblement carbonatés en semi-profondeur (4 200-4 400 m environ) dans le bassin de Madagascar à celles des champs se trouvant associés aux faciès décarbonatés à silice biogène du bassin de Crozet par grandes profondeurs (5 300 m environ). Cette observation a été confirmée par les nouveaux prélèvements de grande section de la campagne Nemrode — MD 14. Ce qui différencie le plus nettement les deux types de gisements, c'est la présence ou l'absence de calcaire dans les sédiments associés. Cette observation nous a conduits à examiner le rôle éventuel du calcaire (sous la forme de squelettes de Foraminifères et de Coccolithophoridés) en particulier sur la morphologie des nodules. Une première analyse du contrôle de la « densité sèche » (gramme de matière sèche/cm³) par la quantité de calcaire présente (fig. 8) montre clairement une relation de type hyperbolique qui rappelle que la dissolution en profondeur du $CaCO_3$ détermine la « densité sèche » du sédiment. Une autre analyse des liens entre teneur en eau du sédiment et teneur en calcaire fait apparaître une relation linéaire intense (fig. 9) indiquant clairement que la teneur en eau du sédiment et, partant, sa densité totale sont directement dépendantes du degré de dissolution du $CaCO_3$. Ceci signifie aussi que l'eau semble essentiellement associée à la fraction non carbonatée du sédiment qu'on a montrée par ailleurs comme principalement constituée, dans les domaines étudiés, par des complexes silico-ferriques amorphes (Frölich, 1977). Les études en cours nous font penser d'ores et déjà que les variations de la teneur en eau et de la densité des sédiments décarbonatés (sous la CCD), d'ampli-

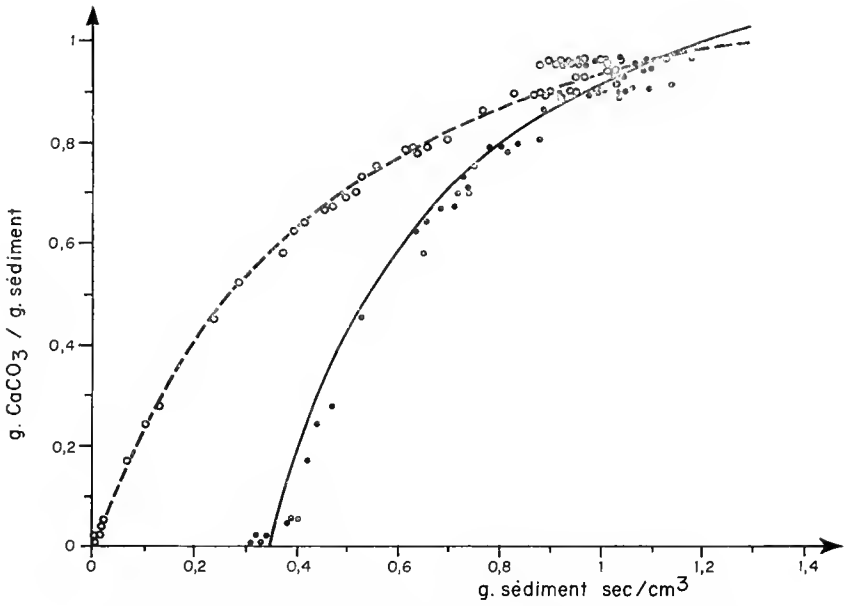

Fig. 8. — Relations entre teneur en Ca CO_3 et densité du sédiment, teneur en $CaCO_3$ et densité du calcaire (poids de particules carbonatées par cm^3) établies pour le bassin de Madagascar. Ronds noirs et courbe en trait plein : densité du sédiment (D séd = 1/2,85 — 2,04 × teneur en $CaCO_3$) ; cercles et courbe en tiretés : densité du calcaire $\left(\text{D calc} = \frac{1}{2{,}85 \times 1 \,/\, \text{teneur en } CaCO_3 - 2{,}04} \right)$

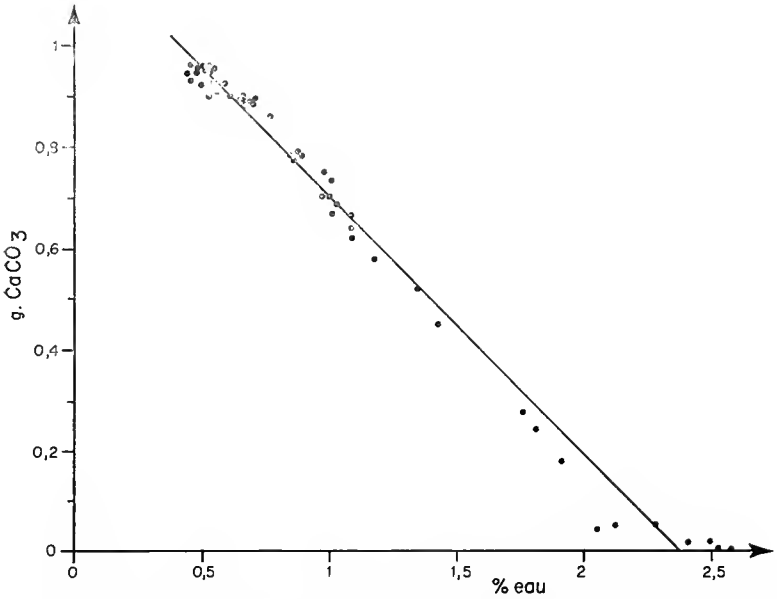

Fig. 9. — Relation entre teneur en eau et teneur en $CaCO_3$ (% eau = 2,371 — 1,97 × teneur en $CaCO_3$; r = 0,99) établie pour le bassin de Madagascar.

tude bien moindre que celles apparaissant dans les figures 8 et 9, seraient dues moins à la présence de silice biogène — dont le taux d'accumulation est au demeurant très faible, par exemple dans le bassin Indien central, voir tabl. II — qu'à la dilution des silicates amorphes par des minéraux détritiques comme ceux du glacio-détritique (quartz, débris de roches, fragments de basalte, kaolinite, etc.).

Les observations qui précèdent ne sont valables que pour les 10 à 15 derniers centimètres de dépôt car plus profondément, et surtout dans les sédiments décarbonatés, densités et teneurs en eau peuvent varier considérablement pour d'autres raisons qu'il n'y a pas lieu d'évoquer ici. Cette modification de la densité du sédiment en fonction de la profondeur de dépôt, et plus directement de son degré de dissolution, doit se traduire par une modification concomitante de son impédance acoustique comme le laissent entendre les travaux de Johnson *et al.* (1977). Dans la mesure où on peut faire une relation plus ou moins directe entre les deux paramètres physiques du sédiment que sont sa densité et sa teneur en eau d'une part, et d'autre part sa « portance » vis-à-vis des concrétions polymétalliques, il apparaît que les nodules seront plutôt posés sur l'interface sédimentaire en milieu à dépôts carbonatés (forte densité sèche du sédiment, faible teneur en eau) et semi-enfouis au niveau des interfaces à sédimentation totalement décarbonatée, très riches en eau et fortement enrichies en complexes silico-ferriques entre autres (faible densité sèche et forte teneur en eau). Cette supposition n'est absolument pas contredite, bien au contraire, par l'examen des photographies sous-marines de champs de nodules. En d'autres termes, le phénomène de dissolution des carbonates, modifiant les propriétés physiques du sédiment, aurait donc une action directe sur la position des nodules par rapport à l'interface et il est prévisible qu'un nodule non enfoui va tendre naturellement vers une forme subsphérique alors qu'un nodule plus ou moins enfoui va tendre vers une forme plus aplatie et plus irrégulière. Le problème de la densité semble moins directement lié à ce phénomène mais plus, en ce qui concerne l'interface actuelle, à la densité des germes disponibles (minéraux issus du basalte, fragments de nodules anciens, glacio-détritique, restes organiques, etc. ; voir Giannesini, 1977).

Ajoutons enfin que c'est très vraisemblablement la faible impédance acoustique des sédiments décarbonatés riches en eau qui permet la détection des champs de nodules de surface par sondage ultrasonore en 12 kHz. En effet, ce qui doit intervenir est moins un problème de diffusion des ondes émises par le champ de nodules qu'un grand contraste de la propagation des ondes au travers de cette interface métallifère que l'on peut en limite considérer comme continue au contact d'un matériau dont les caractéristiques de propagation sonore sont certainement très différentes. Ce phénomène se traduit sur les bandes d'enregistrement analogiques des sondeurs, comme nous l'avons montré précédemment, par un maximum d'énergie du train d'onde réfléchi. Le phénomène est beaucoup moins net pour les champs de nodules reposant sur des faciès fortement carbonatés et en tout état de cause dépend de la densité d'occupation sur le fond. Il reste à ce sujet à déterminer l'influence éventuelle des bancs interstratifiés.

B. — Les conditions d'accumulation des métaux (Fe, Mn, Ni, Cu et Co) dans les sédiments : une première approche

Sans que notre intérêt pour les conditions d'accumulation des phases minérales majeures des sédiments dans les environnements à nodules polymétalliques ne s'émousse, nous avons

été rapidement conduit à nous interroger sur le comportement des éléments mineurs, voire de transition, que sont par exemple les métaux. Un bref regard à la littérature nous a fait prendre conscience de la complexité du comportement de ces métaux dans les sédiments par rapport à des paramètres apparemment indépendants comme la profondeur, la latitude, etc. Cependant, et compte tenu de la collection de matériaux du Muséum, il a été convenu avec le Laboratoire de Géochimie des Roches sédimentaires (Paris XI) d'entreprendre une analyse systématique des concentrations de ces métaux dans environ 150 échantillons de sédiments provenant d'autant de sites dispersés dans les trois bassins et dorsales médio-océaniques adjacentes. L'approche du comportement de ces métaux dans les sédiments devait se faire en fonction de nos connaissances relatives au taux d'accumulation des phases minérales majeures et de l'âge biostratigraphique des matériaux à l'interface eau-sédiment. L'objectif étant de sélectionner les sédiments les plus récents dans l'espoir de se placer ainsi dans des conditions permettant au mieux des comparaisons avec les propriétés physico-chimiques actuelles du milieu océanique. Ce travail a été confié à l'un d'entre nous (E. Vergès) dans le cadre d'une thèse de 3e cycle. Certains des résultats obtenus vont faire l'objet d'un résumé extrêmement synthétique dans les lignes qui suivent ; pour plus de détails, le lecteur se reportera au travail de E. Vergès (1979). Cependant, l'approche faite a pour but de dégager sommairement quelques traits caractéristiques des conditions d'accumulation de ces métaux et plus particulièrement de proposer un « modèle cobalt » dans les sédiments.

Les méthodes mises en œuvre sont classiques : échantillonnage volumétrique sous forme de prélèvements à la seringue, datations des prélèvements, calcimétrie selon la méthode définie par l'un d'entre nous (Leclaire, 1972) et dosage des éléments par absorption atomique ou colorimétrie pour le fer (cf. E. Vergès, 1979).

1. Discussion sur l'expression des données

Il est classiquement admis d'exprimer les dosages de métaux dans les sédiments et les nodules sous la forme de ppm appliqués à des poids de départ. Cependant, le modèle d'accumulation du calcaire et du sédiment total, proposé ci-dessus (et schématisé dans la fig. 4) indique que la concentration d'un élément mesuré par rapport au sédiment total tient compte du comportement du calcaire, ce qui va biaiser la réalité du comportement de l'élément étudié. Ainsi, l'analyse de la distribution des teneurs en métaux du sédiment total, exprimées en ppm et en fonction de la profondeur, donne une série d'hyperboles semblant indiquer une augmentation de la concentration des métaux dans le sédiment en fonction de la profondeur et traduisant en fait essentiellement la diminution du taux d'accumulation du calcaire.

Nous avons donc choisi d'étudier le comportement des métaux en termes de taux d'accumulation, c'est-à-dire par exemple en mg/cm²/1 000 ans. Deux approches sont possibles, la première consiste à appliquer aux déterminations site par site des taux d'accumulation de sédiment total les teneurs mesurées en ppm, la seconde met en œuvre les modèles relatifs à l'accumulation du sédiment total et du calcaire au niveau de secteurs types ; les teneurs en ppm étant appliquées aux taux d'accumulation calculés. Puisqu'il a été prouvé par ailleurs (Denis-Clocchiatti, 1979 et 1980) que ces modèles décrivaient suffisamment bien la sédimentation, cette deuxième approche — plus rapide — a été retenue (Vergès, 1979), étant entendu que les résultats ainsi obtenus ont été vérifiés par la première méthode

chaque fois que le besoin s'en est fait sentir. Une autre approche plus théorique a été suivie pour l'étude du comportement du cobalt en fonction de la profondeur de dépôt ; elle procède de la constatation suivante : l'accumulation de la phase non carbonatée est indépendante de la profondeur (voir ci-avant analyse de la sédimentation calcaire), il est donc possible d'analyser le comportement du cobalt, par exemple, dans un référentiel profondeur — $1-CaCO_3$ (= R pour « résidu »). Pour ce faire, il suffira de transformer les concentrations en métaux exprimées en ppm par rapport au sédiment total en concentrations exprimées en ppm par rapport à la phase non carbonatée. Compte tenu du mode d'obtention des différentes données : calcimétrie pour le calcaire, absorption atomique pour les métaux, on peut écrire que la concentration, exprimée en fraction d'unité, d'un élément M par rapport à l'insoluble seul peut s'écrire :

$$\frac{M}{(1-CaCO_3)\ (1-M)\ +\ M}$$

M et $CaCO_3$ étant ainsi exprimés en fraction d'unité.

Cette expression, seule valable en toute rigueur, est, compte tenu de l'importance relative des phases en présence, très peu différente de :

$$\frac{M}{(1-CaCO_3)\ +\ M} \# \frac{M}{1-CaCO_3}$$

Soit : $\frac{M}{R}$ (R = « résidu » ou « insoluble » = $1-CaCO_3$)

2. Les conditions d'accumulation du cobalt en fonction de la profondeur de dépôt et modélisation proposée

Cette approche de l'étude des conditions d'accumulation du cobalt à l'interface eau-sédiment a été tentée en analysant la distribution de $\frac{Co}{R}$ en fonction de la profondeur. Il est apparu d'emblée que dans ce référentiel la distribution des points représentatifs indiquait clairement une « sensibilité » du cobalt par rapport à sa profondeur de dépôt ; la concentration de cobalt ainsi exprimée tendant à décroître pour des profondeurs croissantes (Vergès, 1979). Ce comportement ressemble beaucoup à celui du magnésium et particulièrement à celui du calcium, c'est-à-dire celui du calcaire des squelettes du microplancton. Pour approfondir davantage cette éventuelle analogie, on a comparé la concentration de Co exprimée en inverse :

$$\left(\frac{1}{1-\frac{Co}{R}}\ \text{analogue à}\ \frac{1}{1-CaCO_3}\right)$$

en fonction de la profondeur. Les résultats obtenus sont particulièrement satisfaisants pour le secteur de l'Osborn Knoll et pour la partie sud-équatoriale du bassin Indien central (fig. 10 à comparer avec fig. 3, par exemple). On constate qu'il existe, très vraisemblablement, deux

zones : l'une par faible profondeur à forte dispersion des teneurs et l'autre par grande profondeur où les points s'ordonnent selon un nuage bien décrit par les droites de régression. La droite de régression sur x intersecte l'axe des profondeurs en un point singulier qui pourrait bien correspondre à la profondeur de disparition totale du cobalt. Un autre lieu remarquable apparaît : la profondeur en dessous de laquelle la distribution des points représentatifs s'ordonne et qui sépare les deux nuages du diagramme de la figure 10. Ce lieu pourrait bien être la profondeur de début d'une éventuelle remise en solution du cobalt. L'analogie entre un tel comportement du cobalt par rapport à la profondeur et celui du calcium dans le calcaire, analysé précédemment, de même que celui du magnésium associé à ce calcaire, est frappante. Elle est d'autant plus remarquable que des tests de même nature appliqués au comportement du fer, du manganèse et du cuivre ont donné des résultats tout à fait différents. Ceci nous a donc amenés à formuler l'hypothèse de travail selon laquelle le cobalt (comme vraisemblablement le magnésium) est plutôt associé au calcaire des squelettes du microplancton qu'à la phase minérale non carbonatée.

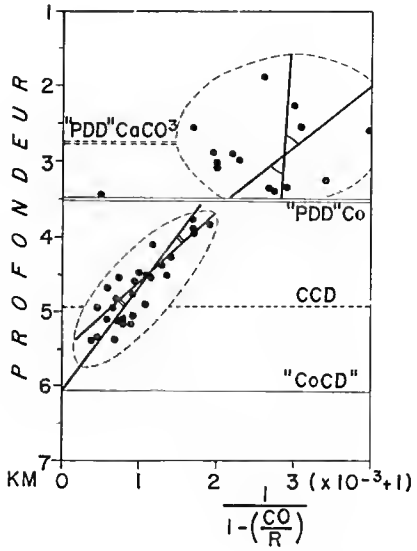

Fig. 10. — Distribution du cobalt dans les sédiments du bassin Indien central dans le référentiel : profondeur $\frac{1}{1 - \left(\frac{Co}{R}\right)}$, c'est-à-dire dans le système Co par rapport à $(1 - CaCO_3)$. Cette représentation est analogue à celle des teneurs en carbonate en fonction de la profondeur dans le système $CaCO_3$ et $(1 - CaCO_3 = R)$, voir fig. 3. Les droites de régression en x et y indiquent la différence du degré de dispersion dans les deux domaines. L'équation de la droite de régression en y dans le domaine de la « dissolution » (sous « PDD » Co) est : $\frac{1}{1 - \left(\frac{Co}{R}\right)} = \alpha P + \beta = 1{,}000438 - 0{,}723 \times 10^{-7} P$; $r = 0{,}87$

« PDD » Co : profondeur de début de remise en solution du cobalt (3 500 m) ; « CoCD » : profondeur de « compensation » du cobalt ou profondeur de disparition totale calculée d'après l'équation qui précède (6 059 m).

TABLEAU III. — Données numériques caractéristiques résultant de la modélisation des conditions d'accumulation du cobalt dans les sédiments (P = profondeur en mètres).

ZONES / CARACTÉRISTIQUES	Bassin de Madagascar (secteur sud-ouest)	Bassin Indien central (secteur de l'Osborn Knoll)	Bassin Indien central (secteur sud-équatorial)
« PDD » Co (en m)	3 000	3 500	3 500
« Co CD » (en m)	7 780	5 290	6 059
θCo en mg/cm²/1 000 ans	$0{,}0265\text{-}34{,}05.10^{-7} \times P$	$0{,}0877\text{-}165{,}9.10^{-7} \times P$	$0{,}05976\text{-}98{,}64.10^{-7} \times P$

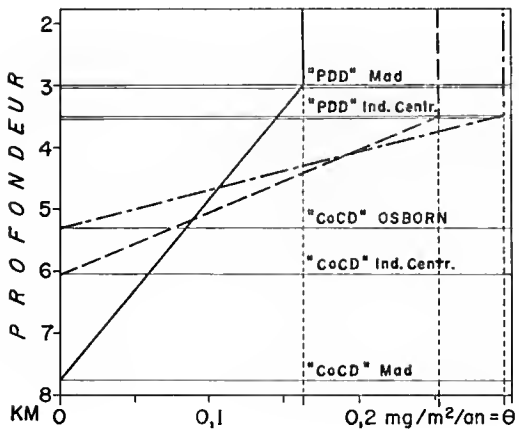

FIG. 11. — Proposition de modélisation de l'accumulation du cobalt à l'interface eau-sédiment dans deux bassins de l'océan Indien austral établie à partir d'études analogues à celles représentées dans la figure 10.

« PDD » Mad : profondeur de début de dissolution du cobalt déposé à l'interface eau-sédiment du bassin de Madagascar (secteur ouest) ; « PDD » Ind. Centr. : *idem* pour le bassin Indien central ; « CoCD » Mad : profondeur de redissolution totale du cobalt déposé à l'interface eau-sédiment du bassin de Madagascar (secteur ouest) ; « CoCD » Ind. Centr. : *idem* pour le bassin Indien central ; « CoCD » Osborn : *idem* pour le secteur particulier de l'Osborn Knoll dans le bassin Indien central.

Pour les équations des droites : voir tableau I.

Les résultats obtenus pour le bassin de Madagascar ont fait apparaître les mêmes tendances, ainsi qu'une étude plus spécifique du secteur restreint de l'Osborn Knoll dans le bassin Indien central. Dès lors, une comparaison sommaire entre le comportement du calcaire et du cobalt en fonction de la profondeur montre que l'éventuelle « CoCD » (profondeur de disparition totale du cobalt) est finalement plus profonde pour le cobalt que pour le calcaire et les profondeurs de début de dissolution (« PDD » Co) semblent accuser un décalage dans le même sens. Poursuivant l'étude de l'analogie de comportement entre calcium du calcaire et cobalt, on a pu, comme pour le calcium, proposer une modélisation simple des taux d'accumulation du cobalt dans la zone de remise en solution et en fonction de la profondeur. Il en résulte une description numérique simple représentée par le graphique de la figure 11 et résumée dans le tableau III. Rappelons que, dans les deux cas, les flux de particules, spécialement le flux de calcaire et le flux de cobalt, sont déterminés à partir de la moyenne quadratique des « densités sèches » du sédiment total et des vitesses linéaires de sédimentation déterminées par l'analyse biostratigraphique, en zone hors dissolution.

Cette proposition de modélisation du comportement du cobalt en fonction de la profondeur, très comparable mais non identique à celle du calcium du calcaire — la comparaison directe entre ces deux éléments est significative à cet égard ; voir Vergès (1979) — n'est encore qu'une hypothèse de travail. Nous insistons sur le fait que cette proposition résulte d'un raisonnement par analogie et qu'aucune preuve objective ne nous permet d'indiquer le siège des métaux : phase calcaire ou décarbonatée. Il conviendra donc d'acquérir un grand nombre de données après réexamen des conditions d'extraction des métaux dosés pour en apprécier la validité, vérification très importante à effectuer eu égard aux implications du modèle proposé :

— le cobalt serait extrait de l'eau de mer et précipité essentiellement par le microplancton à test calcaire ;

— il serait associé à ce calcaire, vraisemblablement sous la forme d'un carbonate, dont le produit de solubilité différerait nettement de celui de la calcite, comme semblent d'ailleurs l'indiquer les constantes de dissociation thermodynamique.

Il reste à effectuer un important échantillonnage complémentaire en zone supposée hors dissolution pour établir (1) si véritablement il existe bien une profondeur de début de redissolution du cobalt ; (2) si celle-ci est différente de celle du calcaire, ce qui n'est absolument pas certain ni prouvé dans l'état actuel de nos travaux.

3. Bref aperçu des conditions d'accumulation des autres métaux

a. — *Le nickel*

Une approche de même nature fait aussi apparaître une sensibilité non négligeable du nickel vis-à-vis de la profondeur, caractérisée par une relative décroissance des taux d'accumulation. Il est encore prématuré de conclure à cet égard mais il n'est pas interdit de penser au vu de ces premiers résultats que le nickel serait aussi, au moins en partie, étroitement associé à la phase calcaire, voire organique, précipitée par le microplancton. Les travaux de E. Vergès montrent en outre que sous la CCD du calcaire les taux d'accu-

mulation du nickel peuvent être extrêmement variables et fortement dépendants de la concentration en manganèse.

b. — *Le cuivre*

Le taux d'accumulation du cuivre s'avère rigoureusement indépendant de la profondeur (en tout cas dans la zone de redissolution du calcaire) et son maximum se situerait dans le secteur sud-équatorial du bassin Indien central, c'est-à-dire à l'aplomb de la ceinture équatoriale de haute productivité (0,3 à 0,4 mg/m²/an). Le problème qui se pose est que l'on connaît une autre ceinture encore plus productive dans le sud du bassin de Crozet, entre la convergence subtropicale et la convergence antarctique, à l'aplomb de laquelle l'accumulation de cuivre semble, dans l'état actuel de nos travaux, sensiblement plus faible. Les réflexions et travaux en cours nous conduiront à examiner les concentrations et taux d'accumulation des gros foraminifères planctoniques tropicaux. En effet, ces derniers sont caractéristiques du domaine intertropical et plus spécialement du domaine sud-équatorial et les différencient de la zone subantarctique. Il s'agit d'examiner dans quelle mesure ils peuvent contribuer à une accumulation de cuivre plus importante en secteur intertropical qu'en domaine subantarctique. Ceci n'est qu'un exemple des diverses orientations éventuelles des travaux à venir qu'il est pour l'instant prématuré d'exposer ici.

c. — *Le fer et le manganèse*

Tout comme le cuivre, l'accumulation de fer apparaît comme totalement indifférente à la profondeur. Par contre, le manganèse (fig. 12) semble bien y être sensible, très vrai-

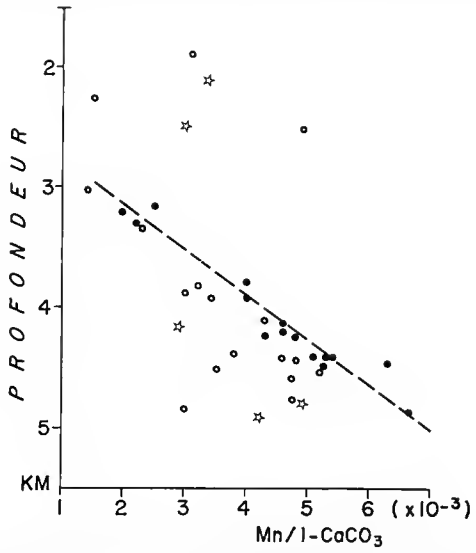

Fig. 12. — Exemples de taux d'accumulation de manganèse, exprimés par rapport à R = 1 — $CaCO_3$, en fonction de la profondeur, dans les sédiments provenant de l'ouest du bassin de Madagascar (points et croix) et du secteur de l'Osborn Knoll (cercles). La droite de régression figurée a été obtenue en ne prenant en considération que les points.

semblablement pas pour les mêmes raisons que le cobalt ou le nickel mais sans doute plus à cause de la diminution considérable du taux d'accumulation en fonction de la profondeur, c'est-à-dire d'une augmentation probable du temps de contact entre eau de mer et sédiment. Cette notion d'enrichissement en métaux par une augmentation de la durée du temps de contact du sédiment et de l'eau de mer est parfaitement bien illustrée pour les cinq éléments ci-dessus évoqués dans le sud du bassin Indien central où concentrations maximales coïncident avec hypercondensation lithologique. Elle est aussi bien illustrée par l'étude de la carotte MD 73034 faite par l'équipe du Laboratoire de Sédimentologie et de Géochimie de la surface de Strasbourg (Hoffert et Karpoff, 1975) qui montre qu'aux hiatus et hypercondensation lithologique correspond un enrichissement en Fe, Mn et métaux de transition.

Discussion

L'étude du comportement du $CaCO_3$ précipité par les Foraminifères et les Coccolithophoridés en fonction de la profondeur et par rapport à la phase décarbonatée du sédiment total a fait clairement apparaître deux domaines superposés limités, semble-t-il, par ce que nous avons appelé la PDD du calcaire, profondeur variable selon les bassins. Au-dessus de ce lieu remarquable, par conséquent en zone hors dissolution, toutes les mesures effectuées sur le sédiment, que ce soit teneurs en calcaire ou teneurs en métaux, montrent une forte dispersion. Au-dessous de cette profondeur, il semble bien que le taux d'accumulation du calcaire, fonction du flux en provenance des couches d'eau de surface et de subsurface (productivité), soit aussi directement dépendant de la sous-saturation en carbonates dissous des eaux de fond, saturation schématiquement considérée comme étant décroissante avec la profondeur. Il résulte de ce modèle que pratiquement tout le calcaire extrait des eaux de surface et de subsurface (et ce qu'il contient éventuellement) arrive au niveau de l'interface eau-sédiment sous la forme d'un flux constant quelle que soit la profondeur, mais variable selon les régions (dépend de la productivité ; tabl. II) : le phénomène majeur qu'est la redissolution de cette phase carbonatée ne s'exerçant qu'au niveau de l'interface eau-sédiment. Il faut donc bien différencier la notion de flux de particules calcaires du taux d'accumulation sur le fond, qu'on pourrait appeler taux de « fossilisation ». Il s'ensuit de plus que prendre la profondeur comme référentiel pour l'étude du comportement d'autres substances : les métaux par exemple, c'est implicitement — en tout cas indirectement — tester la sensibilité de ces substances à la sous-saturation en carbonates dissous de l'eau de mer, donc en première approximation à son pH.

En outre, si l'on examine le comportement des métaux en fonction de la profondeur en termes de concentration par rapport au sédiment total (ppm) tous (à l'exception peut-être du cobalt au niveau des grands fonds) montrent une concentration croissante d'allure plus ou moins hyperbolique. Ce phénomène est essentiellement dû à la dissolution progressive du $CaCO_3$ (phase minérale majeure) et ne rend pas bien compte des conditions d'accumulation réelles des éléments. L'analyse de ce comportement en termes de taux d'accumulation ($mg/cm^2/1\ 000$ ans) soit par utilisation directe des taux d'accumulation du sédiment total en fonction de la profondeur, soit par une approche plus théorique, nous a conduits à formuler les propositions suivantes :

— Dans la zone de dissolution du calcaire, le taux d'accumulation du fer apparaît constant pour un secteur donné, en tout cas indépendant de la profondeur.

— Le taux d'accumulation du cuivre, variable selon les régions, est aussi indépendant de la profondeur. Le cuivre, qui semble associé à la phase calcaire et peut-être plus particulièrement au calcaire des gros foraminifères planctoniques tropicaux, doit être progressivement libéré — sans doute sous forme d'oxydes — au fur et à mesure de la dissolution de la phase carbonatée. Cet élément, même libéré, ne semble pas repasser en solution ; le flux total de cuivre ne sera donc entièrement libéré, c'est-à-dire peut-être disponible à l'interface eau-sédiment, que sous la profondeur de disparition totale du calcaire (CCD).

— Le taux d'accumulation du manganèse croîtrait en fonction de la profondeur pour atteindre des valeurs maximales sous la CCD. Ce comportement spécifique du manganèse serait peut-être en relation avec le temps de contact entre les particules sédimentaires et l'eau de mer à l'interface eau-sédiment, à moins qu'il ne dépende d'une éventuelle remobilisation au niveau des eaux interstitielles. Le taux d'accumulation du manganèse serait ainsi inversement proportionnel au taux d'accumulation du sédiment total et maximal dans les zones à non-accumulation apparente où l'interface recevrait cependant la quasi-totalité du flux en provenance des eaux de surface.

— L'accumulation du nickel, en dépit d'une forte dispersion des valeurs, semble décroître avec la profondeur jusqu'à la CCD qui serait le lieu d'accumulation minimale. En dessous, ce taux augmente fortement mais de manière un peu erratique et deviendrait directement fonction de la concentration en manganèse. Ceci fait penser à une association nickel-calcaire du microplancton, le nikel étant susceptible de repasser en solution au fur et à mesure de sa libération par dissolution du calcaire, sauf en présence d'une forte concentration de manganèse. Les concentrations et taux d'accumulation maximaux de nickel par très grands fonds — dans le bassin Indien central notamment — pourraient aussi être dus à des arrêts d'accumulation ou, comme pour le manganèse, à une remobilisation au voisinage de l'interface eau-sédiment.

— Le cobalt apparaît comme l'élément le plus évidemment sensible à la profondeur et l'exposé qui précède nous a conduits à formuler, à titre d'hypothèse, comme pour le calcaire, l'existence d'une profondeur de début de dissolution du $CoCO_3$ et d'une profondeur de dissolution totale ; ces lieux remarquables apparaissant comme différents de ceux déterminés pour le calcaire. Le petit nombre de prélèvements par faible profondeur nous oblige à présenter l'hypothèse de l'existence d'une « PDD » du cobalt (sous forme de carbonate) avec les réserves d'usage.

C. — Comparaisons entre les variations de concentration des métaux dans les nodules polymétalliques et leurs conditions d'accumulation dans les sédiments : une première approche

Les lignes qui suivent ne peuvent être considérées que comme une toute première tentative de comparaison entre l'évolution de la concentration des métaux (Fe, Mn, Ni, Cu et Co) dans les nodules polymétalliques et leur accumulation dans les sédiments associés en fonction de la profondeur et de la zonation latitudinale. Notre propos n'est pas de consi-

dérer ces résultats comme définitivement acquis mais plutôt de mettre en évidence les perspectives que l'on peut entrevoir pour les travaux à venir.

L'analyse du comportement des métaux dans les nodules polymétalliques en fonction des deux paramètres évoqués ci-dessus a déjà été effectuée antérieurement avec un certain détail (Leclaire et Perseil, 1979) ; ici, on ne reprendra que l'essentiel pour conduire la comparaison. Celle-ci sera abordée de deux manières : d'un point de vue uniquement qualitatif pour le fer, le manganèse, le nickel et le cuivre et de manière plus quantitative en ce qui concerne le cobalt. Avant d'aborder cette comparaison, rappelons que la concentration de ces métaux dans les nodules polymétalliques et dans les sédiments diffère d'un ordre de grandeur allant de 10 à 100 (en faveur des concrétions) suivant les régions, les profondeurs et les métaux considérés.

1. Fe, Mn, Ni et Cu dans les nodules et les sédiments : une approche qualitative

Il est maintenant bien connu qu'à de rares exceptions près les nodules les plus riches en manganèse et pour lesquels le rapport Fe/Mn est minimal sont, dans la grande majorité des cas, des nodules formés par grandes profondeurs et plus particulièrement sous la CCD Cette tendance est tout à fait comparable au comportement de ces deux métaux dans les sédiments en fonction de la profondeur ; l'analyse sédimentologique a montré que cette tendance est plus à mettre en relation avec l'accroissement de l'accumulation du manganèse avec la profondeur qu'avec une éventuelle diminution de l'importance du fer puisque le taux d'accumulation de ce dernier élément semble constant quelle que soit la profondeur de dépôt.

En ce qui concerne le nickel et le cuivre, que ce soit en valeur absolue ou sous la forme du rapport Ni/Mn ou Cu/Mn (Leclaire et Perseil, 1979), les plus fortes valeurs sont, dans les deux cas, obtenues pour les nodules polymétalliques en provenance d'une zone localisée vers 10-15° Sud, c'est-à-dire sous la ceinture de haute productivité sud-équatoriale indienne et par grandes profondeurs sous la CCD (4 900-5 000 m ; cf. Leclaire et Perseil, 1979). Il est à remarquer d'ailleurs que les teneurs cumulées en Ni et Cu dans les nodules sont tout à fait comparables à celles des nodules de l'Est-Pacifique équatorial (2 à 2,7 %). L'analogie avec les résultats issus de l'analyse des sédiments est frappante puisque c'est précisément dans cette même région et par les mêmes profondeurs, pour lesquelles en particulier la « libération du cuivre » est totale, que l'on rencontre les taux maximaux d'accumulation de cuivre et de nickel. En fonction de ce qui a été dit à ce sujet précédemment, on est donc tenté d'expliquer la forte concentration de ces métaux dans les nodules polymétalliques de cette région comme étant directement dépendante du fonctionnement de la ceinture de productivité en microplancton qui semble bien contribuer fortement à leur concentration à partir de l'eau de mer. De plus, il convient d'ajouter que les nodules polymétalliques recueillis dans le sud du bassin de Crozet (40-50° Sud) se sont avérés relativement riches en nickel (0,5 à 1 %) tout en l'étant moins que ceux du secteur évoqué précédemment. Mais ils se différencient par leur très faible teneur en cuivre, phénomène pour lequel l'étude des taux d'accumulation de cuivre dans les sédiments de cette région ne permet pas de proposer une interprétation. En effet, il y a pratiquement autant de cuivre que de nickel précipité au niveau des champs de nodules étudiés. Ceci laisse supposer l'intervention de mécanismes peut-être autres que sédimentaires dans la rétention du cuivre, voire sa remise en solution

à l'interface eau-sédiment. On peut penser par exemple à une association préférentielle cuivre-todorokite, oxyde de manganèse qui ne se trouve en quantité relativement abondante que dans le secteur sud-équatorial. En première approximation, on peut dire que si les teneurs en nickel sont étroitement dépendantes des teneurs en manganèse (dans les nodules et les sédiments), les teneurs en cuivre dans les nodules apparaissent plus spécifiquement dépendantes de la présence de todorokite.

2. Le cobalt dans les nodules et les sédiments : les apports de la modélisation

Cronan et Tooms (1969) avaient déjà remarqué une relation inverse entre la concentration en cobalt des nodules et leur profondeur de formation ; ceci a été repris et illustré récemment (Leclaire et Perseil, 1979). En résumé, les plus fortes valeurs des concentrations en cobalt ou du rapport Co/Mn sont en moyenne obtenues par faible ou moyenne profondeur, là où le rapport Fe/Mn est maximal et ce phénomène s'inverse par grande profondeur. Dans l'hypothèse, formulée précédemment, d'une diminution de cobalt sous la forme de carbonate associé au $CaCO_3$ des squelettes du microplanctonn, il a été possible de numériser l'évolution des taux d'accumulation de ce carbonate en fonction de la profondeur. Ce modèle fait apparaître que le plus fort taux d'accumulation de cobalt se situe au-dessus de la profondeur de début de dissolution. Néanmoins, nous avons pensé que, tant que le cobalt restait associé au calcaire, il était susceptible d'être déplacé, transporté des points hauts vers les points bas comme les squelettes calcaires qui le renferment ; par contre, le cobalt libéré par dissolution de ces squelettes pouvait être plus facilement, plus directement, absorbé par les oxyhydroxydes polymétalliques éventuellement présents. Cette considération nous a conduits à étudier la distribution du taux de cobalt libéré par dissolution du calcaire et non remis en solution (les raisons possibles de ce décalage étant expliquées précédemment). Pour ce faire, il a suffi de reprendre les équations présentées dans les tableaux I et III pour obtenir le diagramme de la figure 13 où deux cas sont présentés :

— Pour le bassin de Madagascar et pour le bassin Indien central, en moyenne, il apparaît clairement que le maximum de Co libéré à l'interface eau-sédiment et fossilisé (en $g/m^2/an$) est atteint entre la « PDD » du cobalt et la profondeur de disparition totale du calcaire (« CDD »), au niveau de ce lieu remarquable.

— Par contre, si l'on ne considère que le site de l'Osborn Knoll dans le bassin Indien central et ses abords immédiats, on obtient un autre tracé qui fait état cette fois d'un maximum de cobalt libéré au niveau de la « PDD » du cobalt.

Il est bien évident que dans l'hypothèse formulée précédemment le système d'équations utilisé traduirait l'état d'équilibre respectivement du $CaCO_3$ et du $CoCO_3$ en fonction de la sous-saturation de l'eau de mer en carbonates dissous. Le report des concentrations en cobalt dans les nodules recueillis par des profondeurs comparables sur ce même diagramme (fig. 13) montre, en dépit de la fluctuation des concentrations pour une bonne part liée aux différentes quantités de « stérile », qu'il existe une certaine corrélation entre ces concentrations dans les nodules et les modélisations proposées du cobalt libéré par dissolution du calcaire et non remis en solution. Reprenant les conclusions d'un article récent, nous pensons avec Halbach *et al.* (1979) que le comportement du cobalt dans les sédiments

et sa concentration dans les nodules restent toujours problématiques et que notre proposition n'est qu'une tentative parmi d'autres pour rendre compte des faits d'observation.

Remarquons enfin que si le taux d'accumulation du manganèse dans les sédiments a tendance à croître en fonction de la profondeur alors que celui du fer semble indépendant, le rapport Fe/Mn risque donc d'être plus élevé dans les zones hautes ou de semi-profondeur, ce qui est généralement constaté en ce qui concerne les nodules polymétalliques. Ce serait aussi au niveau de ces mêmes zones hautes ou de semi-profondeur que l'accumulation de cobalt atteint son maximum d'où peut-être une autre approche des relations privilégiées cobalt-fer dans les nodules.

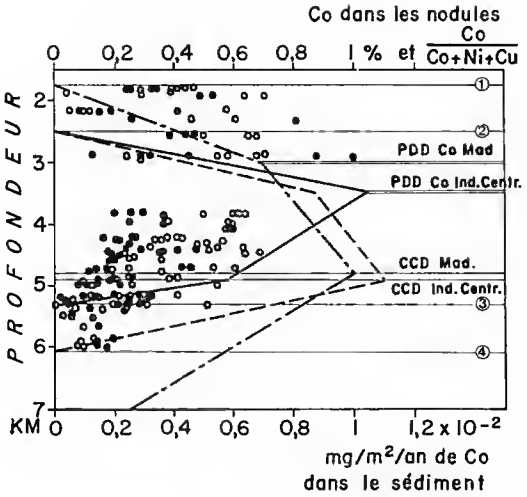

Fig. 13. — Comparaison entre les conditions d'accumulation du cobalt à l'interface eau-sédiment et la concentration de cet élément dans les nodules.

En trait plein épais, en tiretés et en points-traits épais, l'évolution du taux d'accumulation supposé libéré par la dissolution du calcaire et non redissous (θ'). Exemple, le secteur de l'Osborn Knoll (trait plein épais).

Entre (2) (PDD calcaire) et « PDD » Co bassin Indien central : $\theta' =$ taux d'accumulation total du cobalt-taux d'accumulation du cobalt restant dans le calcaire non dissous $= 0{,}0134 \times 10^{-3}$ P — 0,0365 (en mg/cm²/1 000 ans).

Entre « PDD » Co et « CCD » du calcaire : $\theta' = 0{,}0314 - 0{,}0052 \times 10^{-3}$ P.

Entre CCD calcaire et « CoCD » : $\theta' = \theta = 0{,}0877 - 0{,}0166 \times 10^{-3}$ P. P, la profondeur étant exprimée en mètres.

(1) et (2) respectivement PDD calcaire dans le bassin de Madagascar et dans le bassin Indien central. (3) et (4) respectivement « CoCD » pour le secteur de l'Osborn Knoll et pour le bassin Indien central sud-équatorial. Les points représentant la concentration en cobalt dans les nodules et les cercles la proportion de Co selon la formule $\frac{Co}{Co + Ni + Cu}$ d'après les données rassemblées par Leclaire et Perseil (1979).

3. Surconcentrations de métaux dans les sédiments, hiatus lithologiques et champs de nodules

Les travaux de E. Vergès portant sur l'interface actuelle entre sédiment et eau de mer semblent bien mettre en évidence des surconcentrations en cuivre, nickel et même

cobalt dans des régions — particulièrement dans le sud du bassin Indien central — où cette interface limite des séries lithologiques hypercondensées et où le sédiment peut être ancien. En règle générale, ces surconcentrations (facteur 2 à 5) constituent des anomalies associées à des zones à faibles taux d'accumulation, voire à non-accumulation des phases minéralogiques majeures. Cette observation peut aussi être faite dans certaines carottes à hiatus lithologiques. On a vu ci-dessus que par ailleurs les concrétions polymétalliques semblent préférentiellement se situer en position de lacunes d'accumulation et on pourrait penser que ces deux phénomènes : surconcentrations dans les sédiments et présence de nodules, sont associés. Or, rien n'est moins sûr car les sédiments porteurs de concrétions polymétalliques ou immédiatement environnants ne présentent pas systématiquement de surconcentration en éléments de transition.

Il ne s'agit que de premières observations qui demandent vérification. Pour aller plus avant, il sera nécessaire de mieux connaître les conditions d'accumulation des métaux sous la « CCD » en particulier et d'approcher les taux d'accumulation dans les nodules en fonction des différentes hypothèses relatives à leur vitesse de croissance.

III. CONCLUSIONS

Tout à fait conscients des inconvénients d'une telle reconnaissance à grands traits, mais partant du principe que c'était la seule façon d'effectuer une première prospection de paysages sédimentaires et morphostructuraux aussi divers que ceux du secteur étudié, nous avons cherché à dégager, rapidement, des hypothèses de travail susceptibles de permettre une réorientation permanente des objectifs des campagnes de prélèvement. La stratégie des prélèvements a été adaptée aux impératifs de cette grande reconnaissance et c'est ainsi qu'ont été associés systématiquement pour l'échantillonnage des sédiments — en particulier des sédiments associés aux champs de nodules — le carottage à piston (avec préleveur « pilote ») et le préleveur de grande section (1/4 m²) et, par la suite, de très grande section (1 m²). De plus, parallèlement à l'élaboration progressive des guides sédimentologiques, les informations fournies par le sondage ultrasonore en 12 kHz ont été intensivement exploitées pour la localisation des champs de nodules.

Par ailleurs, et partant des matériaux recueillis selon la méthodologie définie ci-dessus, on s'est efforcé de caractériser l'environnement sédimentaire non plus par l'un de ses paramètres traditionnels : la vitesse linéaire de sédimentation (cm/1 000 ans), mais par une approche de la mesure des taux d'accumulation (plus exactement taux de fossilisation, en g/cm²/1 000 ans).

Sachant de plus, dans le cadre de cette grande reconnaissance, qu'il nous était impossible de traiter des phénomènes typiques de régions très localisées, nous avons d'emblée recherché d'éventuelles relations entre les phases sédimentaires majeures, l'accumulation des métaux dans les sédiments et la présence ou l'absence de nodules. Il est apparu que la sédimentation du calcaire des squelettes du microplancton, caractérisée par une précipitation biochimique et une remise en solution physico-chimique linéairement dépendante de la profondeur, en dessous d'une zone située hors dissolution, était un sinon *le* phénomène majeur recherché.

L'importance de la dissolution des carbonates en tant que facteur favorable à la genèse des nodules polymétalliques a déjà été évoquée (Leclaire *et al.*, 1976*b*) et un certain nombre d'auteurs accordent déjà un rôle encore mal précisé à la « CCD ». En effet, ce facteur pourrait participer à la sédimentation de certains des métaux : par exemple le cuivre, mais aussi le nickel et le cobalt. La destruction par remise en solution progressive de ces squelettes se traduirait par la libération de ces trois métaux dont l'un, le cobalt, semble repasser en solution en fonction de lois simples représentées par le modèle défini précédemment, l'autre, le nickel, montre une tendance comparable bien que beaucoup plus floue et encore peu étudiée ; le cuivre résistant manifestement dans la gamme de profondeurs étudiée à toute redissolution et, de ce fait, présentant une concentration maximale sous la « CCD ». Que ces trois éléments et les autres, Fe, Mn par exemple, soient inclus ou non dans le calcaire des squelettes du microplancton, il n'en reste pas moins que le modèle de la sédimentation carbonatée schématiquement exposé précédemment montre que, sauf remise en solution, ils vont se concentrer progressivement en fonction du départ du diluant que peut constituer le calcaire. L'approche des taux d'accumulation de Ni, Cu et Co dans les sédiments, en particulier en fonction de la latitude et de la profondeur, apporte des éléments non négligeables pour la compréhension de l'origine de l'enrichissement en nickel et cuivre et de l'appauvrissement en cobalt des nodules du secteur sud-équatorial de l'océan Indien entre autres.

En outre, il apparaît toujours aussi clairement que les zones à très faibles taux d'accumulation et surtout celles à lacunes d'accumulation présentent quasi systématiquement des anomalies remarquables du point de vue de la concentration en métaux qui se traduisent par une suraccumulation de métaux dans le sédiment ou par la formation de nodules polymétalliques sans qu'il y ait nécessairement juxtaposition des deux phénomènes. En règle générale, que ce soit pour les sédiments ou pour les nodules associés, les plus fortes concentrations en manganèse, nickel et cuivre ne sont obtenues que sous la profondeur de disparition totale du calcaire des sédiments et toujours par grands fonds. Dans cet environnement, le manganèse semble jouer un rôle essentiel dans la rétention du nickel alors que le cuivre est moins sensible à la concentration de manganèse en tant qu'élément mais étroitement dépendant de la présence de todorokite.

En définitive et pour rester volontairement au niveau de cette grande reconnaissance, il nous apparaît que les conditions de sédimentation du $CaCO_3$, d'une part, et les « accidents » de la sédimentation générale sous la forme de lacunes d'accumulation (favorisés par la redissolution totale du calcaire) constituent deux des grands phénomènes qui pilotent la concentration des métaux dans les sédiments et les nodules polymétalliques.

Ce qui retient le plus notre attention, dans l'état actuel d'avancement de nos travaux, c'est le fait que nous sommes conduits à formuler l'hypothèse de travail selon laquelle les équilibres des carbonates dissous dans l'eau de mer et plus généralement le cycle biogéochimique des carbonates jouent un rôle important sinon prédominant dans l'extraction (à partir de l'eau de mer), la précipitation, l'accumulation et la concentration au niveau de l'interface eau-sédiment des métaux de transition (Cu, Ni et Co).

Insistant encore sur le fait qu'il s'agit de résultats ne provenant que d'une grande reconnaissance, nous proposons en tant que perspectives d'études à venir : de systématiser la mesure des taux d'accumulation du sédiment total et particulièrement du calcaire et des métaux, mais aussi des complexes silico-ferriques amorphes, en focalisant l'effort de prélèvement sur des sites privilégiés comme, par exemple, la bande latitudinale du bassin

Indien central comprise entre 5 et 20° Sud, caractérisée par une forte teneur en Ni et Cu. Dans le cadre d'une reconnaissance ainsi plus resserrée, il nous semble nécessaire de s'adresser plus particulièrement aux domaines situés hors zone de dissolution du calcaire et aux domaines situés sous la profondeur de disparition des carbonates, en s'efforçant d'étager les prélèvements dans ces deux zones en fonction de la profondeur. A partir d'un nombre suffisant de prélèvements, on pourrait alors, par une analyse statistique, tester le modèle de distribution du cobalt proposé ici, mieux caractériser les zones de suraccumulation des métaux dans les sédiments et analyser, en partant des modèles ainsi vérifiés ou redéfinis, le comportement des métaux pour une série de sites donnés en fonction du temps et particulièrement pendant la période plio-quaternaire.

RÉFÉRENCES CITÉES

Cronan, D. S., et J. S. Tooms, 1969. — The geochemistry of manganese nodules and associated pelagic deposits from the Pacific and Indian oceans. *Deep Sea Res.*, **16** : 335-359.

Denis-Clocchiatti, M., 1979. — État actuel de la sédimentation calcaire dans l'océan Indien austral. Comparaison avec les autres océans et modélisation. *In* « Recherches océanographiques dans l'océan Indien », Paris 20-22 juin 1977. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. C, **43** : 75-117.

Denis-Clocchiatti, M., L. Leclaire et P. J. Giannesini, 1979. — Vitesse de croissance des nodules de manganèse dans l'océan Indien : une approche biostratigraphique. *In* Colloques internationaux du CNRS n° 289, La genèse des nodules de manganèse, CNRS Paris, p. 241-250.

Denis-Clocchiatti, M., 1980. — Sédimentation carbonatée et paléoenvironnement dans l'océan Indien au Cénozoïque. Thèse de doctorat d'État, Mus. natn. Hist. nat. et Univ. Paris VI, 143 p. ronéot., 93 fig., 28 tabl.

Fröhlich, F., 1977. — Les composés silico-ferriques amorphes des sédiments pélagiques néogènes et quaternaires de l'océan Indien austral. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7e sér., **19** (5) : 1011-1017.

Fröhlich, F., et L. Leclaire, 1981. — L'analyse minéralogique des sédiments pélagiques associés aux nodules polymétalliques par la spectrométrie d'absorption infrarouge. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., C., **3** (2) : 159-181.

Giannesini, P. J., 1977. — Les séries lithologiques condensées à oxydes polymétalliques des bassins de l'océan Indien austral. Thèse 3e cycle, Univ. Paris VI, 98 p. ronéot., 25 fig., 4 tabl., 8 pl. photos.

Halbach, P., E. Rehm et V. Marchig, 1979. — Distribution of Si, Mn, Fe, Ni, Cu, Co, Zn, Pb, Mg and Ca in grain-size fractions of sediment samples from a manganese nodule field in the central Pacific ocean. *Marine Geol.*, **29** : 237-252.

Hoffert, M., et A. M. Karpoff, 1975. — Contribution à l'étude minéralogique et géochimique de la carotte MD 73034 (océan Indien central). Rapport 20 p. ronéot., 17 fig., 7 pl. photos.

Ingle, S. E., 1975. — Solubility of calcite in the ocean. *Marine Chem.*, **3** : 301-319.

Johnson, T. C., E. L. Hamilton et W. H. Berger, 1977. — Physical properties of calcareous ooze : control by dissolution at depth. *Marine Geol.*, **24** : 259-277.

Kolla, V., A. W. H. Bé et P. E. Biscaye, 1976. — Calcium carbonate distribution in the surface sediments of the Indian ocean. *J. geophys. Res.*, **81** (15) : 2605-2616.

Leclaire, L., 1972. — La sédimentation holocène sur le versant méridional du bassin Algéro-Baléares. Thèse de doct. d'État (1970), *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. C, **24** : 391 p.

Leclaire, L., M. Clocchiatti, C. Müller, J.-P. Caulet et P. J. Giannesini, 1976*a*. — Lacunes de sédimentation, séries condensées et nodules de manganèse dans les dépôts néogènes et quaternaires des bassins de l'océan Indien austral. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7e sér., **18** (3) : 725-746.

Leclaire, L., P. J. Giannesini, J.-P. Caulet et M. Clocchiatti, 1976*b*. — Sédimentation dans l'océan Indien central. Les faciès associés aux nodules polymétalliques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., n° 396, Sci. Terre 55 : 241-267.

Leclaire, L., 1977. — Méthodologie de prélèvement par grands fonds en vue des études de concentration et de teneur. *Océanis*, **3** (8) : 428-462.

Leclaire, L., M. Clocchiatti, P. J. Giannesini et J.-P. Caulet, 1977. — Dépôts métallifères dans l'océan Indien austral. Données nouvelles sur la genèse et la prospection des champs de nodules. *Bull. B.R.G.M.*, sect. II, n° 1 : 13-42.

Leclaire, L., et E. A. Perseil, 1979. — Minéralogie, composition chimique et milieux de sédimentation de concrétions polymétalliques dans l'océan Indien. *In* Colloques internationaux du CNRS n° 289, La genèse des nodules de manganèse, CNRS Paris, p. 23-38.

Lisitzin, A. P., 1971. — Distribution of carbonate microfossils in suspension and in bottom sediments. *In* The micropaleontology of oceans, Funnel B. M. et Riedel W. R. Ed., p. 197-216.

Lisitzin, A. P., 1972. — Sedimentation in the world ocean. Soc. Econ. Paleontologists and Mineralogists, spec. publ. n° 17 : 218 p.

Takahashi, T., 1975. — Carbonate chemistry of sea water and the calcite compensation depth in the oceans. *In* Dissolution of deep-sea carbonates, Sliter W.V., Bé A. W. H. et Berger W. H. Ed., spec. publ. n° 13 of the Cushman Foundation for Foraminiferal Research, p. 11-26.

Vergès, E., 1979. — Conditions d'accumulation des métaux : Al, Fe, Mn, Ni, Cu, Co et Mg dans les sédiments superficiels de l'océan Indien. Implications géochimiques. Thèse 3e cycle, Univ. Paris VI, 91 p. ronéot.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **3**, 1981,
section C, nº 3 : 245-266.

Les nouvelles faunes de vertébrés antérieures à la « Grande Coupure » découvertes dans les phosphorites du Quercy

par Jean-Yves Crochet, Jean-Louis Hartenberger, Jean-Claude Rage, Jean Albert Rémy, Bernard Sigé, Jean Sudre et Monique Vianey-Liaud

Résumé. — Les travaux récents dans les poches à phosphate du Quercy ont permis de reconnaître 29 nouvelles faunes antérieures à la « Grande Coupure ». Quelque 230 taxons de vertébrés y sont recensés. La répartition, l'association et le degré d'évolution de ces taxons permettent de répartir ces faunes suivant cinq niveaux-repères à mammifères successifs, de celui de Robiac à celui d'Escamps, qui correspondent à un espace de temps compris entre le Marinésien et la fin du Ludien supérieur. L'étude détaillée permet de constater que de nombreuses modifications interviennent dans la composition de ces faunes avant la « Grande Coupure ».

Abstract. — Recent works in the phosphorites of the Quercy area have permitted the identification of 29 faunas, older than the " Grande Coupure ". From these, no less than 230 vertebrate taxa are listed. The distribution, association, and the degree of evolution of these taxa allow the arrangement of these faunas according to five successive mammalian standard levels, from that of Robiac to that of Escamps, corresponding to a period of time included between the Marinesian and the end of the Upper Ludian. A detailed survey shows that many modifications occur before the " Grande Coupure " in the composition of these faunas.

J.-Y. Crochet, J.-L. Hartenberger, J. A. Rémy, B. Sigé, J. Sudre et M. Vianey-Liaud, *L.A. 299, Laboratoire d'Évolution des Vertébrés, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place Eugène-Bataillon, 34060 Montpellier-Cedex.*
J.-C. Rage, *Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), 4 place Jussieu, 75230 Paris-Cedex 05.*

En 1973 ont été publiées les listes fauniques des remplissages oligocènes (*sensu* Lex. Strat. Int.) nouvellement exploités des poches à phosphate du Quercy (de Bonis *et al.*) Avant cette date, et depuis 1965, les prospections systématiques entreprises dans les phosphorites avaient également permis de reconnaître et d'exploiter de nombreuses localités d'âge éocène supérieur. Ces recherches [1], poursuivies jusqu'à ce jour, ont encore ajouté à l'acquis antérieur de nouvelles localités fossilifères topographiquement bien situées, et datées aussi bien de l'Éocène supérieur que de l'Oligocène. Un abondant matériel, d'une qualité de conservation parfois exceptionnelle, est venu compléter les trouvailles antérieures.

1. Ces travaux de prospection et d'exploitation ont été entrepris simultanément par des équipes de chercheurs montpelliérains et parisiens (Université de Montpellier, Muséum national d'Histoire naturelle, Université de Paris-VI). Elles ont été soutenues financièrement d'abord par la RCP 127 du CNRS (Paléobiologie continentale), puis, de 1972 à 1978, prises en charge par la RCP 311 (Étude paléobiologique et géologique d'un karst fossile : le Quercy). Le matériel paléontologique récolté est conservé dans les collections des Laboratoires de Paléontologie des trois établissements cités ci-dessus.

Une grande partie de cette documentation est à présent étudiée ou en cours d'étude. Un certain nombre de travaux, faisant une large place à l'étude de ce matériel, mais dépassant généralement le cadre des gisements quercynois, ont permis de renouveler notre connaissance des faunes de vertébrés paléogènes européens. En ce domaine, il y a lieu de citer les travaux de Franzen (1968 : périssodactyles paléothériidés, mais sans mention des nouvelles récoltes quercynoises), Hartenberger (1973 : rongeurs de l'Éocène supérieur), Rage (1976 : serpents), Sigé (1974, 1975, 1976*a* : insectivores et chiroptères), de Broin (1977 : chéloniens), Sudre (1978 : artiodactyles), Vianey-Liaud (1979 : rongeurs oligocènes), Lange-Badré (1979 : créodontes) et Crochet (1980 : marsupiaux). Une monographie collective concernant l'une des plus riches nouvelles faunes du Quercy, celle de Sainte-Néboule, datée du Ludien supérieur, a été récemment publiée (*Palaeovertebrata*, 8 (2-4), 1978, Montpellier).

La présente note constitue le pendant de celle de 1973 consacrée aux faunes oligocènes du Quercy. Elle reprend en outre, en les actualisant, les listes fauniques déjà connues des localités de l'Oligocène inférieur antérieures à la « Grande Coupure » faunique de Stehlin (Gousnat, Escamps, Rosières 1, 2, 4, Sainte-Néboule et Sindou D) et donne celles d'autres localités (Crégols, Mas de Labat 1, Mémerlin-Nouvelles récoltes (N.R.), Coânac 1, Lostanges, Palembert et Tabarly) d'âge voisin (c'est-à-dire proches des niveaux-repères de La Débruge et d'Escamps). La faune de Sindou D [1] présente un âge un peu plus récent que celui qui lui avait été attribué après un premier examen. Le lecteur peut ainsi se rendre compte des changements survenus. Ces derniers n'ont pas été seulement déterminés par l'existence de travaux synthétiques récents sur les principaux groupes de vertébrés continentaux, mais aussi par le traitement d'importantes quantités de sédiments, pour la plupart des localités citées dans le tableau 1. Cependant, pour certains locus, la fraction la plus fine des résidus de lavage-tamisage n'a pas été triée dans son intégralité. Certaines listes sont brèves et les causes en sont de deux ordres : les sédiments de remplissage ne sont pratiquement plus accessibles par suite de l'épuisement des poches, ou de leur colmatage ou remblaiement récent (cas de Mas de Bonhomme et de Tufal, par exemple), ou bien le début de l'exploitation paléontologique est trop récent (cas de la localité de Palembert).

Avant de commenter les listes fauniques, nous renvoyons à la publication de 1973 (de Bonis *et al.*), aux comptes rendus de la Table Ronde du CNRS sur les Phosphorites du Quercy tenue à Montauban en 1972 et publiés dans la revue *Palaeovertebrata* (vol. 6, 1974) et à un récent article de Vianey-Liaud (*Quercy-Recherche*, n° 34, 1980) pour des indications plus générales sur les poches à phosphate du Quercy.

LES GISEMENTS

Les localisations des vingt-neuf gisements inventoriés dans cette note sont indiquées dans le fichier des gisements du Laboratoire d'Évolution des Vertébrés de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc (Montpellier). Elles ne peuvent être divulguées

1. La faune de cette localité comprend, outre les vertébrés signalés dans cette note, des restes d'insectes et de plantes (Crochet, 1980 : 231).

dans la conjoncture actuelle de pillage généralisé du patrimoine paléontologique national, accompli grâce à la complaisance tacite et scandaleuse des pouvoirs publics et d'une fraction importante du milieu scientifique. Des opérations de lavage-tamisage, parfois d'attaque acide, ont été menées pour les sédiments de tous ces gisements. Sur le tableau 1, le signe (°) indique que du matériel a pu être extrait au cours de fouilles de type classique.

Les différentes localités sont classées chronologiquement en regard des cinq niveaux-repères à rongeurs qui jalonnent la période étudiée. Pour certaines d'entre elles, la pauvreté des récoltes (cas de Mas de Bonhomme, Mémerlin-N.R., Tufal) ne permet pas une datation précise : une appréciation de l'âge de ces localités est donnée dans la partie droite de ce tableau.

La localité dite « Les Sorcières » est constituée par un ancien déblai qui résulte du mélange artificiel des sédiments de deux poches voisines, d'âge différent au vu de la faune, et dont les couches en place sont maintenant épuisées ou inaccessibles. Seules les espèces éocènes sont ici inventoriées. Pour cette localité, l'attribution des spécimens récoltés à une faune d'âge éocène ou oligocène n'a pas posé de problème : chacune des deux listes fauniques obtenues constitue une association classique et bien datée.

Dans un seul cas précis, celui de la localité dite Célarié, sur les 56 localités du Quercy où ont été effectuées de nouvelles récoltes, le postulat — exprimé et affirmé dans les travaux récents — de l'homogénéité de l'âge des espèces fossiles contenues dans une poche à phosphate semble pouvoir être remis en question. Ce rapport renforce en fait la valeur de règle générale de ce postulat, tout en en montrant les limites. Nulle part ailleurs, en effet, les espèces déterminées dans la faune de cette localité de Célarié ne sont retrouvées associées.

L'une des espèces récoltées, *Tetracus nanus*, un insectivore lipotyphlé de la famille des érinacéidés, n'est connue, à ce jour, que dans des faunes immédiatement postérieures à la « Grande Coupure » et, à ce titre, n'est pas mentionnée dans les tableaux ci-joints. Les autres formes, en particulier celles qui présentent un intérêt biostratigraphique, sont attribuées ou conférées à des espèces dont la répartition chronologique s'étale entre le niveau-repère de Perrière et celui d'Escamps. A l'intérieur de cet intervalle, l'association des espèces récoltées présente certaines particularités et incompatibilités qui seront détaillées plus loin.

A Célarié, les prélèvements et traitements ont porté sur des sédiments indurés récoltés en place. Une intervention humaine ne peut donc être invoquée pour expliquer ce mélange de faune, comme dans le cas des Sorcières. La première hypothèse est celle d'un remplissage ancien localement raviné ou lessivé, et dont les éléments auraient été incorporés dans un remplissage plus récent. Des observations sédimentologiques et de nouveaux prélèvements sont souhaitables pour élucider cette question. Ce phénomène de réactivation karstique est rarement observé et, à ce titre, le cas de la localité de la Colombière, située sur la commune de Montpellier — donc en dehors du domaine quercynois —, pourrait être cité en comparaison ; dans ce site, un réseau de remplissages karstiques fossilifères d'âge quaternaire se surimpose, à peu près parallèlement, à un réseau également fossilifère d'âge miocène inférieur. En certains points précis, les deux types de remplissage viennent directement en contact. Si des prélèvements d'étude avaient porté sur ces zones, un mélange de fossiles miocènes et quaternaires aurait été inévitablement obtenu.

Tableau 1. — Répartition chronologique des gisements nouvellement exploités du Querey et antérieurs à la « Grande Coupure ». Le signe ° indique que des fouilles classiques ont été effectuées dans la localité.

niveaux-repères à rongeurs :	localités quercynoises :	
Escamps	Coânac 1 Escamps ° Lostanges° Rosières 1, 2, 4 Sindou D Tabarly · Palembert	
		Mémerlin (N.C.) ?
La Débruge	Crégols Gousnat Mas de Labat 1 Sainte-Néboule°	Mas de Bonhomme ?
Perrière	Lavergne Lébratières 1 Malpérié° Perrière° Rosières 5 Salème° Les Sorcières	
		Tufal Les Pradigues ° ?
Euzet	Aubrelong 2° La Bouffie Les Clapiès	
Robiac	Le Bretou	

PRÉSENTATION DES LISTES FAUNIQUES
(Tabl. 2)

Les listes fauniques proposées dans le tableau 2 forment une synthèse établie à partir d'un certain nombre de travaux cités au début de cette note. De nombreuses déterminations inédites y ont été jointes et concernent plus particulièrement des groupes qui, comme les amphibiens, les reptiles (hormis les chéloniens et les serpents) et les périssodactyles n'ont pas fait l'objet de révision récente tenant compte du nouveau matériel quercynois. En ce qui concerne les oiseaux, seules les déterminations mentionnées par Mourer-Chauviré dans son étude de l'avifaune de Sainte-Néboule et son travail plus récent sur les archéotrogonidés sont rappelés ici. Cette liste n'est pas exhaustive, et l'ensemble du matériel avien résultant des fouilles récentes dans les phosphorites du Quercy est du reste en cours d'étude par cet auteur.

Les indications « sp. » et « indet. » à la suite des noms de taxons ne signifient pas nécessairement qu'il s'agit d'une même forme dans toutes les localités concernées. Les localités sont classées par ordre alphabétique à l'intérieur de chaque niveau-repère.

COMMENTAIRES

Les biochronologies fines établies à partir de différents groupes de mammifères (micromammifères et macromammifères par exemple) ont été réalisées indépendamment, et une cohérence des résultats est constatée. Cela n'empêche pas que le classement chronologique de certaines localités étudiées a présenté quelques difficultés. Les données fournies par l'échelle biochronologique issue de l'étude des lignées-guides de rongeurs ont été privilégiées. Celles résultant de l'étude d'autres groupes n'ont jamais été exclues et se sont parfois montrées déterminantes pour la datation de certaines localités.

Nous donnons ci-dessous quelques commentaires sur les faunes des 29 localités étudiées en les regroupant par niveau-repère. Les faunes des localités restant encore mal datées seront commentées ensuite.

Niveau-repère de Robiac

Seule la faune de la localité appelée « le Bretou » dans le fichier des gisements de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc est référée à ce niveau. Elle reste la plus ancienne récemment exploitée dans le Quercy. Les éléments nouveaux venus compléter la liste faunique publiée par Hartenberger, Sigé et Sudre (1974) concernent principalement les amphibiens, les squamates, les prédateurs entomophages et les carnassiers.

La faune marsupiale se compose de cinq espèces. Si l'espèce *Amphiperatherium fontense* n'est représentée que par deux molaires inférieures, les autres sont bien documentées et

TABLEAU 2. — Liste faunique des gisements du Quercy antérieurs à la « Grande Coupure ».

Tableau 2-1	Niveaux-repères	1. Robiac	2. Euzet			2 ou 3		3. Perrière							4. La Débruge				3 à 5	4 ou 5	5. Escamps								indet.
	Localités	LE BRETOU	AUBRELONG 2	LA BOUFFIE	LES CLAPIES	LES PRAOIGUES	TUPAL	LAVERGNE	LEBRATIERES 1	MALPERIE	PERRIERE	ROSIERES 5	SALEME	LES SORCIERES	CREGOLS	COUSNAT	MAS DE LABAT 1	SAINTE-NEBOULE	MAS DE BONHOMME	MEMERLIN (N.R.)	COANAC 1	ESCAMPS	LOSTANCE	PALEMBERT	ROSIERES 1	ROSIERES 2	ROSIERES 4	SINOOU D	TABARLY	CELARIE
AMPHIBIENS																													
URODELES																													
Salamandridae																													
Megalotriton sp.																													
Urodèle C																													
ANOURES																													
Pelobatidae																													
cf. *Eopelobates*																													
Pelodytidae																													
cf. *Pelodytes*																													
? Leptodactylidae																													
Enigmatosaurus bottii			?							?																			
? Ranidae indet.								?																					
Famille indet. A																													
Famille indet. B																													
REPTILES																													
CROCODILIENS																													
Alligatoridae																													
Diplocynodon sp.																													
CHELONIENS																													
Emydidae																													
Ptychogaster sp.																													
Palaeochelys sp.																		?											
Emydidae indet.																													
Testudinidae																													
Ergilemys sp.																							?						
Dithyrosternon cf. *valdense*																													
Testudinidae indet.																													

Tableau 2-1 (suite)

	BRT	ABL 2	BFI	CLA	PBA	TUF	LAV	LEB	MPR	PRR	ROS 5	SLM	SOR	CRE	GST	MLA	SNB	MBH	MML	COA 1	ESC	LST	PAL	ROS 1	ROS 2	ROS 4	SHD	TAB	CPL
SQUAMATES																													
SAURIENS																													
Gekkonidae indet.																													
Lacertidae																													
Plesiolacerta sf. *lydekkeri*																													
Cordylidae (ou Lacertidae)																													
Pseudolacerta sp.	?																												
Anguidae																													
Placosaurus sp.																													
cf. *Ophisaurus*																													
Necrosauridae																													
Necrosaurus cayluxi																													
Helodermatidae																													
Euheloderma sp.									?																				
AMPHISBAENIENS																													
Amphisbaenidae																													
Amphisbaeninae indet.																													
SERPENTS																													
Scolécophidiens indet.																													
Alethinophidiens																													
Anilidae																													
Coniophis sp.																	?												
Eomilius europe																	?												
Boidae																													
Palaeopython aduncensis																													
Palaeopython filholi																													
Dunophis aduncensis																													
Caduceryx filholi																													
Caduceryx sp.																													
Caduceobia insolita																													
Boïdé C										?																			
Boïdé D																									?				
Boïdé J	?																												
Boïdé K																	?												
Boïdé L			?		?				?															?					
Boïdé M	?																?												?
OISEAUX																													
GALLIFORMES																													
Cracidae																													
Paracortyx brancoi																													
Galliforme indet.																													
CHARADRIIFORMES																													
Recurvirostridae																													
Recurvirostra sanctaeneboulae																													
APODIFORMES																													
Aegialornithidae																													
Aegialornis cf. *broweri*																													
Cypelavus gallicus																													
TROGONIFORMES																													
Trogonidae																													
Archaeotrogon venustus																													

Tableau 2-2	Niveaux-repères	1. Robiac	2. Euzet			2 ou 3		3. Perrière							4.La Débruge				3 à 5	4 ou 5	5. Escamps								indet.
	Localités	LE BRETOU	AUBRELONG 2	LA BOUFFIE	LES CLAPIES	LES PRADIGUES	TUFAL	LAVERGNE	LEBRATIERES 1	MALPERIE	PERRIERE	ROSIERES 5	SALEME	LES SORCIERES	CREGOLS	COUSNAT	MAS DE LABAT 1	SAINTE-NEBOULE	MAS DE BONHOMME	MEMERLIN (N.R.?)	COANAC 1	ESCAMPS	LOSTANGE	PALEMBERT	ROSIERES 1	ROSIERES 2	ROSIERES 4	SINDOU D	TAPARLE	CELARIE
MAMMIFERES																													
MARSUPIALIA																													
Didelphidae																													
Amphiperatherium bourdallense																													
Amphiperatherium minutum																													
Amphiperatherium lamandini																													
Amphiperatherium fontense																													
Amphiperatherium ambiguum																													
Amphiperatherium crilla																													
Peratherium bretouense																													
Peratherium lavergnense																													
Peratherium cuvieri																													
Peratherium perrierense																													
Peratherium cayluxi																													
PROTEUTHERIA																													
Leptictidae																													
Pseudorhyncocyoninae																													
Pseudorhyncocyon cayluxi																													
Proteutheria indet.																													
APATOTHERIA																													
Apatemyidae																													
Heterohyus (Gardonyus) sudrei																													
Heterohyus (Gardonyus) sp.																													
Heterohyus (Chardinyus) nanus																													
Apatemyidae indet.																													
Apatotheria ? inc. sed.																													

Tableau 2-2 (suite)

	BRT	ABL 2	BFI	CLA	PRA	TUF	LAV	LEB	MPR	PRR	ROS 5	SLM	SOR	CRE	GST	MLA	SNB	MEH	MML	COA 1	ESC	LST	PAL	BOS 1	ROS 2	ROS 4	SND	TAR	CEL
LIPOTYPHLA																													
ERINACEOMORPHA																													
Nyctitheriidae																													
Nyctitheriinae																													
Saturninia gracilis																													
Saturninia beata							cf.																						
Saturninia mamertensis							cf.	cf.																					
Saturninia tobieni		cf.							cf.																				
Saturninia intermedia										cf.																			
Saturninia grisollensis							cf.																						
Amphidozotheriinae																													
Amphidozotherium caylux																													
Amphidozotheriinae indet. 1																													
Amphidozotheriinae indet. 2																													
CHIROPTERA																													
MICROCHIROPTERA																													
Rhinolophoidea																													
Hipposideridae																													
Hipposideros morlati		cf.				cf.					cf.		cf.														cf.		
Hipposideros schlosseri		cf.	cf.					cf.											cf.				cf.						
Hipposideros sp. 1																													
Hipposideros sp. 2					cf.																		cf.						
Palaeophyllophora oltina									cf.							cf.		cf.											
Palaeophyllophora quercyi																								cf.	cf.		cf.	cf.	
Palaeophyllophora sp. 1																								cf.				cf.	
Palaeophyllophora sp. 2																													
Hipposideridae div. indet.																													
Rhinolophidae																													
Rhinolophus cf. *priscus*																													
Rhinolophus sp. 1																													
Rhinolophus sp. 2																													
Rhinolophus indet.																													
Megadermatidae																													
Necromantis adiphaster																													
Rhinolophoidea div. indet.																													
Emballonuroidea																													
Emballonuridae																													
Vespertiliavus cf. *gracilis*																													
Vespertiliavus wingei					cf.																								
Vespertiliavus sp. 1																													
Vespertiliavus indet.																													
Vespertilionoidea																													
Kerivoulidae																													
Stehlinia gracilis																													
Stehlinia minor		cf.								cf.					cf.													cf.	
Stehlinia quercyi																													
Stehlinia sp.																													
Molossidae																													
cf. *Tadarida* sp.																													
Chiroptera indet.																													

Tableau 2-3

Niveaux-repères	1. Robiac	2. Euzet			2 ou 3		3. Perrière							4.La Débruge				3 à 5	4 ou 5	5. Escamps								indet.
Localités	LE BRETOU	AUBRELONG 2	LA BOUFFIE	LES CLAPIES	LES PRADIGUES	TUFAL	LAVERGNE	LEBRATIERES 1	MALPERIE	PERRIERE	ROSIERES 5	SALEME	LES SORCIERES	CHEGOLS	GOUSNAT	MAS DE LABAT 1	SAINTE-NEBOULE	MAS DE BONHOMME	MEMERLIN (N.R.)	COANAC 1	ESCAMPS	LOSTANGE	PALEMBERT	ROSIERES 1	ROSIERES 2	ROSIERES 4	SINOOU D	TABARLY	CELARIE
CREODONTA																													
Hyaenodontidae																													
Proviverrinae																													
Prototomus ? minor																													
Prototomus ? bulbosus																													
Prototomus ? sp.																													
Cynohyaenodon cayluxi																													
Cynohyaenodon sp.																													
Quercytherium sp.																													
Hyaenodontinae																													
Paromyaena gallica																													
Paraptenodon lostangensis																													
Hyaenodon brachyrhynchus																													
Hyaenodon gernatsi																													
Hyaenodon minor																													
Hyaenodon requieni																													
Hyaenodon rosaignoli																													
Hyaenodon sp. indet.																													
CARNIVORA																													
Miacidae																													
Miacis exilis																													
Viverravidae																													
Quercygale angustidens																													
Canidae																													
Cynodictis cf. *lacustris*																													
Cynodictis lacustris nebulensis																													
Cynodictis compressidens var. "viverroïde"																													
Cynodictis sp. indet.																													
Ursidae																													
Simamphicyon helveticus																													
PRIMATES																													
Adapidae																													
Adapis magnus																													
Adapis parisiensis																													
Buxnemeleris quenyi																													
Tarsiidae																													
Microchoerus erinaceus edwardsi																													
Necrolemur antiquus																													
Necrolemur zittelli																													
Pseudoloris parvulus																													

Tableau 2-3 (suite)

	BRT	ABL 2	BFI	CLA	PRA	TUF	LAV	LEB	MPR	PRR	ROS 5	SLM	SOR	CRE	GST	MLA	SNB	MBH	MML	COA 1	ESC	LST	PAL	ROS 1	ROS 2	ROS 4	SND	TAB	CEL
RODENTIA																													
Ischyromyidae																													
Plesiarctomys gervaisi																									cl				
Plesiarctomys sp. indet.																													
Gliridae																													
Gliravus robiacensis																													
Gliravus priscus													cl																
Gliravus meridionalis																													cl
Gliravus sp. indet.																													
Theridomyidae																													
Pseudosciurinae																													
Suevosciurus (Trepossiurus) mutabilis													cl																
Suevosciurus romani																													
Suevosciurus sp.																													
Suevosciurus sp. indet.																													
Suevosciurus (Microsuevosciurus) minimus																													
Suevosciurus (Microsuevosciurus) sp.																													
Suevosciurus (Microsuevosciurus) sp. indet.																													
Sciuroidinae																													
Sciuroides intermedius																													
Sciuroides orientalemelatis																													
Sciuroides sp.																													
Sciuroides sp. indet.																													
Paradelomys omsafiti																													
Paradelomys spelaeus																													
Paradelomys sp.																													
Paradelomys sp. indet.																													
Estellomys sp.																													
Oltinomyinae																													
Oltinomys platyceps																													
Remyinae																													
Remys garimondi																													
Remys sp.																													
Issiodromyinae																													
Elfomys parvulus													cl																
Elfomys sp.																													
Elfomys sp. indet.																													
Pseudoltinomys manertensis		cl	cl																										
Pseudoltinomys phosphorinus																													
Pseudoltinomys cuvieri																													cl
Pseudoltinomys gouvratensis																													
Pseudoltinomys sp.																													
Theridomyinae																													
Theridomys cuvetenais																													
Theridomys siderolithinus														cl															
Theridomys sp. 1																													
Theridomys sp. 2																													
Theridomys sp. 3																													
Blainvillimys rotundidens																													cl
Patriotheridomys altus															cl				cl										
Theridomyidae nov. gen.																													

Tableau 2-4	Niveaux-repères	1. Robiac	2. Euzet			2 ou 3	3. Perrière							4.La Débruge				3 à 5	4 ou 5	5. Escamps								indet.
	Localités	LE BRETOU	AUBRELONG 2	LA BOUFFIE	LES CLAPIES	LES PRADIGUES TUFAL	LAVERGNE	LEBRATIERES 1	MALPERIE	PERRIERE	ROSIERES 5	SALEME	LES SORCIERES	CREGOLS	GOUSSAT	MAS DE LABAT 1	SAINTE-REBOULE	MAS DE BONHOMME	MEMERLIN (N.R.)	COANAC 1	ESCAMPS	LOSTANGE	PALEMBERT	ROSIERES 1	ROSIERES 2	ROSIERES 4	SINDOU D	TABARLY	CELARIE
ARTIODACTYLA																													
PALAEODONTA																													
Dichobuoidae																													
Dichobune sigei																													
Dichobune leporina																													
Dichobune sp.																													
Mouillacitherium elegans																													
Mouillacitherium soulioaseri																													
Cebochoeridae																													
Cebochoerus (Gernachoerus) cf. *minor*																													
Cebochoerus (Gernachoerus) helveticus																													
Acotherulum (Acotherulum) pumilum											cf.																		
Acotherulum (Anatherulum) saturninum																													
Choeropotamidae																													
Choeropotamus depereti																													
Choeropotamus parisiensis																													
Mixtotheriidae																													
Mixtotherium cuspidatum																													cf.
ANCODONTA																													
Dacrytheriidae																													
Dacrytherium cf. *elegans*																													
Dacrytherium ovinum																													
Dacrytherium saturninii							?																						
Leptotheridium lugeoni																													
Leptotheridium cf. *trigonoides*																													
Tapirulus cf. *schlosseri*																													
Tapirulus parisiensis																													
Tapirulus hyracinus																													
Anoplotheriidae																													
Anoplotheriinae																													
Anoplotherium commune																													
Anoplotherium laurillardi																													
Diplobune secundarium																													
Anoplotheriinae indet.																													
Robiacinae																													
Robiacina minuta																													
Robiacina quercyi																													
Robiacina lavergnensis																													
Robiacina indet.																													

Tableau 2-4 (suite)

	BRT	ABL 2	BFI	CLA	PRA	TUF	LAV	LEB	MPR	PRR	ROS 5	SLM	SOR	CRE	GST	MLA	SNB	MBH	MML	COA 1	ESC	LST	PAL	ROS 1	ROS 2	ROS 4	SND	TAB	CEL
ANCODONTA (suite)																													
Cainotheriidae																													
Oxacron courtoisi																													
Paroxacron sp.																													
Oxacroninae indet.																													
TYLOPODA																													
Xiphodontidae																													
Xiphodon castrense																													
Xiphodon gracile																													
Dichodon cervinum																													?
Dichodon frohnstettense				?																									
Haplomeryx pictet																													
Haplomeryx euzeneis			cf																										
Haplomeryx zittel																													
RUMINANTIA																													
Amphimerycidae																													
Pseudamphimeryx renevieri																													?
Pseudamphimeryx pavlovia																													
Pseudamphimeryx salesmei																													
Amphimeryx murinus																													
? *Amphimeryx* sp.																													
PERISSODACTYLA																													
Palaeotheriidae																													
Pachynolophinae																													
Propalaeotherium cf. *parvulum*																													
Propalaeotherium sp.																													
Pachynolophus sp.																													
Lophiotherium cf. *cervulum*																													
Anchilophus desmarestii																													
Anchilophus cf. *dumasi*																													
Anchilophus gaudini																													
Anchilophus indet.																													
Palaeotheriinae																													
Palaeotherium magnum stehlini																													
Palaeotherium magnum ? *magnum*																													
Palaeotherium magnum ss. sp. indet.																													
Palaeotherium medium ? *perrealense*																													
Palaeotherium medium ? *medium*																													
Palaeotherium medium euestinum																													
Palaeotherium cf. *muehlbergi*																													
Palaeotherium eidermlithium																													
Palaeotherium indet.																													
Plagiolophus annectens																													cf.
Plagiolophus minor																	cf.			cf.	cf.						cf.		
Plagiolophus fraasi																					?								
Plagiolophus indet.																													

deux d'entre elles (*A. bourdellense* et *P. bretouense*) ont été définies dans cette localité. Un renouvellement dans la faune marsupiale se constatant durant la seconde partie du Marinésien, la faune du Bretou présente une des dernières mentions de *A. bourdellense* et une des plus anciennes de *A. minutum*, *A. fontense* et *A. lavergnense*. *P. bretouense* n'est connue que dans cette localité et cette forme est l'aboutissement de la lignée initiée par *P. sudrei*, espèce connue dans les gisements un peu plus anciens de Robiac et Grisolles.

Quelques spécimens de nyctithères, documentant les deux lignées dominantes de *Saturninia*, ne sauraient être représentatifs de la faune insectivore de l'époque. La même remarque peut être faite à propos des chiroptères, dont la majeure partie est formée au Bretou par différentes espèces de *Vespertiliavus*. Une grande proximité morphologique, dès ce stade, avec certaines formes actuelles, et leur diversité spécifique, suggèrent une longue évolution antérieure, et leur immigration récente en Europe (Sigé, 1976*b*).

Pour la première fois peut être datée l'espèce *Cynohyaenodon cayluxi*, qui n'était connue jusqu'ici que dans les anciennes collections des phosphorites du Quercy.

La faune de rongeurs est peu variée, avec seulement six espèces identifiées.

Chez les primates, la particularité la plus notable est l'absence jusqu'à présent totale du genre *Adapis*.

En ce qui concerne les périssodactyles, le matériel récolté comprend uniquement des paléothériidés avec une nette prédominance de formes brachyodontes (Pachynolophinae). L'absence de formes de grande taille telle que *Palaeotherium castrense*, bien représenté à Robiac, et de toute trace de lophiodontidés est une indication supplémentaire de l'âge un peu plus récent du Bretou par rapport à cette autre localité. Mais cette absence ne constitue qu'une présomption négative toujours susceptible d'être démentie, le dégagement des blocs fossilifères du Bretou se poursuivant. Cette localité est la plus récente ayant livré *Anchilophus desmareti*.

Mais, il y a peut-être lieu de voir seulement dans la petite taille des espèces du Bretou l'indice de conditions taphonomiques particulières, que fait soupçonner, en particulier, la proportion inusitée de spécimens juvéniles chez les formes de grande taille (30 % de dents de lait chez les paléothériidés).

Niveau-repère d'Euzet

Dans les faunes d'insectivores de cette période, les apatemyidés sont représentés par une lignée de dimensions moyennes (*Heterohyus sudrei*) et par quelques formes rares, particulières, notamment du curieux gisement de La Bouffie, qui semble correspondre à une concentration d'animaux arboricoles. Les faunes de chauves-souris sont surtout composées d'hipposidéridés de petite taille et de *Vespertiliavus*. A leurs côtés se manifestent des *Stehlinia* et un petit molossidé relativement archaïque, le plus ancien représentant connu de cette famille.

Les primates sont fréquents et souvent abondants dans les faunes de ce niveau (*Adapis magnus*, *Necrolemur antiquus* et *Pseudoloris parvulus*). L'espèce *Huerzeleris quercyi*, dont le type provient des anciennes récoltes du Quercy, chronologiquement hétérogènes, a pu être datée par sa présence à Aubrelong 2.

Les genres d'artiodactyles présents au Bretou sont connus dans les localités d'âge plus récent, mais ils sont représentés ici par des stades évolutifs plus avancés (*Leptotheridium*

lugeoni, *Tapirulus perrierense*, *Haplomeryx euzetensis*, *Pseudamphimeryx renevieri*, *Robiacina quercyi*). L'apparition de *Mouillacitherium elegans* est datée de ce niveau. Un certain nombre de genres classiques, appartenant au même ordre, sont peu fréquents dans le Quercy (*Mixtotherium* et *Dichodon* sont attestés à La Bouffie seulement), ou même absents dans les gisements de cette période (genres *Dichobune*, *Choeropotamus* et *Xiphodon*). En particulier, ce niveau-repère marque le début de l'absence de représentants du genre *Xiphodon* dans les nouvelles récoltes du Quercy, absence qui se prolonge jusqu'au niveau de La Débruge. Si cette absence n'est pas un artefact imputable aux conditions de fossilisation, elle serait alors particulière à cette région, puisque l'espèce *X. intermedium* est connue par ailleurs à la même période (Euzet dans le Gard et Roc de Santa en Espagne).

Niveau-repère de Perrière

Le niveau-repère de Perrière marque la fin de la présence abondante et constante du marsupial *Peratherium lavergnense* dans les faunes. Ultérieurement, cette espèce n'est plus signalée qu'épisodiquement ou hypothétiquement.

Pour les placentaires entomophages, la période considérée est celle du maximum de diversité observée : les formes terrestres se répartissent entre proteuthériens (*Pseudorhyncocyon*), apatothériens, et lipotyphlés, les chiroptères entre six familles distinctes. Cette période est la seule où des mégadermatidés sont attestés dans le Paléogène d'Europe (et du Monde), le genre *Necromantis* étant pour la première fois daté par sa présence à Perrière et à Rosières 5.

Les primates sont toujours aussi fréquents et abondants, et représentés par les mêmes formes que dans le niveau-repère précédent.

A propos des artiodactyles, quelques particularités sont à signaler :

— les genres *Dichobune* et *Choeropotamus* sont présents dans deux localités seulement : Lavergne avec *D. sigei*, espèce interprétée comme ancêtre de *D. leporina*, et Perrière avec *C. depereti* ;

— à Rosières 5, le représentant du genre *Robiacina* présente une P4/ molarisée ;

— l'espèce *Pseudamphimeryx salesmei*, présentant une P/3 molarisée, n'est identifiée présentement que dans la faune de Salème ; l'attribution de cette localité à ce niveau-repère demanderait à être confirmée par la récolte de populations plus abondantes de rongeurs.

Chez les périssodactyles, on note à partir de ce niveau-repère un appauvrissement systématique au détriment des pachynolophinés, qui deviennent de plus en plus rares, tandis que les paléothériinés se multiplient en se diversifiant quelque peu. A Perrière, ces derniers représentent 3 taxons sur 4, et 90 % des spécimens. L'abondance relative de *Palaeotherium magnum* donne en outre à cette faune un caractère original, non seulement par rapport aux autres localités quercynoises, mais aussi par rapport aux gisements stratifiés de même âge.

La faune de la localité de Lavergne se distingue par un certain nombre de traits particuliers. Nous citerons :

— la présence de divers petits carnassiers (*Miacis exilis* est ici daté pour la première fois) ;

— la présence d'un rongeur nouveau de la famille des théridomyidés ; son fort taux d'hypsodontie n'est atteint par aucune autre lignée dans les localités d'âge comparable ;

— la présence d'espèces particulières des genres *Robiacina* (*R. lavergnensis*) et *Dichobune* (*D. sigei*), non connues par ailleurs ;

— l'abondance relative des *Anchilophus* et la présence d'un *Propalaeotherium*, genre réputé disparu dans les faunes postérieures à Fons 4.

En dépit de ces particularités, l'ensemble de cette faune ne permet pas de séparer chronologiquement les gisements de Lavergne et de Perrière.

Niveau-repère de la Débruge

Quatre faunes nouvellement exploitées des phosphorites sont rapportées à ce niveau-repère : celles de Mas de Labat 1, de Crégols [1], de Gousnat dont les fossiles proviennent du déblai d'une cavité obturée avant nos premières prospections, et de Sainte-Néboule, qui a fait récemment l'objet d'une monographie détaillée (*op. cit.*).

Ce niveau-repère voit l'apparition du serpent *Cadurcobou insolita* qui se maintiendra jusqu'à la « Grande Coupure ».

Peratherium cuvieri, espèce rare et épisodique depuis le niveau-repère d'Euzet, devient un élément constant et abondant dans les faunes marsupiales des niveaux-repères de La Débruge et d'Escamps. Cette forme a relayé *P. lavergnense*.

Dans les groupes d'entomophages terrestres, les apatemyidés ne sont plus représentés dès cette période dans les faunes du Quercy. Le proteothérien relicte, *Pseudorhyncocyon*, quoique très rare, est attesté à Gousnat et à Sainte-Néboule. Plus communs sont les nyctithères, par la coexistence fréquente des deux lignées *Saturninia gracilis* et *S. beata*. Les hipposidéridés, variés spécifiquement et comportant quelques formes de grande taille comme *Palaeophyllophora oltina*, dominent largement les faunes de chauves-souris de cette période.

Les faunes de rongeurs de ce niveau-repère apparaissent moins variées que celles attribuées aux niveaux antérieur et postérieur (10 espèces au lieu de 15). Cependant, cette faible diversité relative ne peut être considérée comme significative pour la période considérée ; elle est vraisemblablement imputable au faible nombre et à la singularité des gisements de cette période : Crégols renferme presque uniquement des chiroptères et le caractère particulier de la faune de rongeurs de Sainte-Néboule a déjà été souligné. Seul, Gousnat représente une association pouvant être considérée comme normale.

La faune de primates et d'artiodactyles de Gousnat paraît assez proche de celle de Perrière avec, en commun, *Adapis magnus*, *Necrolemur antiquus*, *Pseudoloris parculus* et *Acotherulum pumilum*. Des éléments plus progressifs se rencontrent à Gousnat : *Dacrytherium saturninii* et *Amphimeryx* sp. Pour ces mêmes groupes, la faune de Sainte-Néboule annonce le niveau-repère suivant : *Adapis magnus* est remplacé par *A. parisiensis* et deux espèces d'*Amphimeryx* sont présentes, mais les anoplothériinés et les oxacroniués ne sont pas représentés. Enfin, le genre *Xiphodon* est à nouveau représenté dans le matériel référé à ce niveau-repère.

1. La localisation, et la nature du sédiment exploité, un sédiment induré, phosphaté, très riche en ossements de chiroptères, donnent à croire qu'il s'agit du site de la classique « brèche à chiroptères » de Crégols.

Les périssodactyles sont représentés par les seuls paléothériinés, qui sont peu abondants. A Sainte-Néboule, le *Plagiolophus* initialement déterminé comme *P. annectens* (*op. cit.*), est plutôt à rapprocher de *P. minor* à la suite de la découverte de nouveaux échantillons.

Niveau-repère d'Escamps [1]

Ce dernier niveau-repère précédant la « Grande Coupure » est marqué dans le Quercy par l'apparition des amphidozothériinés, par le début de la diversification des cainothériidés, et par l'effacement presque complet des pachynolophinés.

Les didelphidés sont encore bien diversifiés. Parmi les nyctithériidés se manifestent pour la première fois des formes plus progressives que les classiques *Saturninia*, et d'emblée diversifiées : les amphidozothériinés. Chez les chiroptères de cette période, les hipposidéridés et plus généralement les rhinolophoïdés réalisent leur maximum de diversité spécifique.

L' « Oxaceninae indéterminé » identifié dans la faune de Palembert présente un cachet primitif qui contraste avec celui des autres membres de la sous-famille connus à ce niveau.

L'herpétofaune d'Escamps est, par certains caractères, plus évoluée que celles des autres localités quercynoises de ce niveau-repère. Au cours de la période ici considérée, le genre *Palaeopython* évolue et forme une lignée comprenant deux espèces : *P. cadurcensis* (niveau-repère de Robiac à celui d'Escamps, exception faite de la localité d'Escamps) et *P. filholi* qui représente le terme de cette lignée et qui est identifiée dans la seule faune d'Escamps ; le genre *Caduceryx* manque dans cette même localité alors qu'il est habituellement représenté dans tous les gisements riches.

Une forme du gisement de Tabarly ne se retrouve que dans des faunes de niveaux nettement plus anciens : le boïdé J, connu du niveau-repère de Robiac à celui de La Débruge. Par contre, le *Palaeotherium medium suevicum*, cité dans cette même localité, s'accorde bien avec la sous-espèce de Frohnstetten (absence totale de mésostyle sur les trois dents présentes : P2/, P3/ et P4/ ; taille relativement grande : surplomb lingual très accentué ; forte molarisation de la P2/). Une grande différence de taille entre les deux formes de *Plagiolophus* identifiées à Tabarly est un second indice du caractère évolué de la faune paléothérienne de ce gisement. Dans le même ordre d'idées, il convient de souligner la présence à Tabarly d'un *Dichobune* de grande taille (*Dichobune* sp. 1 *in* Sudre, 1978 : 28, pl.-texte 2, fig. 4), plus évolué que le *D. leporina* d'Escamps. Interprété comme un représentant d'une lignée particulière, il pourrait être un descendant de cette dernière espèce.

Localités d'âge non déterminé avec précision

Les Pradigues : La riche faune de vertébrés (près de 50 espèces) recueillie par fouilles et lavage-tamisage dans cette localité ne permet pas encore de préciser si elle présente plus

1. La localité d'Escamps est ici préférée à celle de San Cugat en tant que gisement-repère du niveau précédant la Grande Coupure (Hartenberger, 1973). En effet, dans l'état actuel des connaissances, il est difficile de situer chronologiquement la faune de San Cugat. Deux hypothèses extrêmes peuvent être faites à son propos : elle est d'un âge intermédiaire entre les niveaux de La Débruge et d'Escamps ; ou bien elle est très voisine du niveau d'Escamps (cf. Hartenberger, 1973 ; Vianey-Liaud, 1979). Les rongeurs signalés dans ce gisement sont en effet soit particuliers (*Pairomys crusafonti*, *Theridomys golpei*), soit trop peu abondants (*Pseudoltinomys* cf. *gaillardi*, *Theridomys* aff. *rotundidens*, *Elfomys* cf. *nanus*, *Glirudus* sp. indet.) Il est difficile dès lors de déterminer si les différences observées avec les autres faunes sont d'ordre chronologique, ou imputables à la situation géographique du gisement, voire à son assemblage écologique.

d'affinités avec celles du niveau-repère d'Euzet ou avec celles du niveau de Perrière, étant donné la rareté des théridomyinés et des issiodoromyinés. Le moindre degré d'évolution du boïdé *Palaeopython cadurcensis* par rapport à celui de Perrière suggère toutefois un âge plus ancien pour les Pradignes.

Tufal : La faune très pauvre ne permet pas une datation plus précise que celle indiquée dans les tableaux, c'est-à-dire les niveaux-repères d'Euzet ou de Perrière.

Mas de Bonhomme : Cette localité n'a livré que quelques dents de chauves-souris.

Mémerlin (nouvelles récoltes) : Le petit nombre de spécimens disponibles permet de dater ces restes des niveaux-repères de La Débruge ou d'Escamps. Cet âge est justifié, en particulier, par la présence d'une D/4 conférée à l'espèce *Patriotheridomys altus*. Il est nettement plus récent que l'âge attribué à la faune « classique » de Mémerlin (niveau-repère d'Euzet *in* Sigé, 1975 : Ludien inférieur *in* Lange-Badré, 1979 ; voir aussi Sigé *et al.*, 1979). Lange-Badré (*op. cit.*) attribue le même âge aux nouvelles récoltes qu'aux anciennes. Il y aurait lieu désormais de prolonger la distribution stratigraphique de l'espèce *Hyaenodon rossignoli*, créée par cet auteur à partir d'un spécimen des anciennes collections du Querey, et également signalée dans les nouvelles récoltes de Mémerlin. Cette même espèce est ici signalée dans la nouvelle localité de Célarié, dont l'âge est discuté ci-dessous.

Localité d'âge indéterminé

Nous avons signalé au début de cette note la présence d'une unique espèce d'âge immédiatement postérieur à la « Grande Coupure » dans la faune provenant de la localité de Célarié. En dehors de cette découverte, cette faune ne contient que des formes considérées comme antérieures à cette Coupure. La distribution chronologique de ces dernières formes et certaines associations constatées appellent quelques remarques :

— l'association d'un cainothériidé (*Oxacron courtoisi*) et du primate *Adapis magnus* n'a encore été rencontrée dans la faune d'aucune autre localité, quercynoise ou non ; cependant, l'un et l'autre sont parfois indépendamment présents dans des faunes d'un même niveau, celui de La Débruge ;

— deux formes de rongeurs, *Pseudoltinomys* cf. *cuvieri* et *Blainvillimys* cf. *rotundidens*, sont nommées en référence à des espèces datées présentement du seul niveau d'Escamps (l'ensemble des autres rongeurs identifiés donne un âge compris entre les niveaux-repères de Perrière et d'Escamps).

Ainsi, la faune de Célarié donne à constater la présence simultanée de formes non connues après le niveau-repère de La Débruge (*Adapis magnus* et *Saturninia beata* par exemple) et de formes conférables à des espèces datées du seul niveau-repère d'Escamps (*Pseudoltinomys cuvieri* et *Blainvillimys rotundidens*).

En conclusion, indépendamment de l'espèce postérieure à la « Grande Coupure », on relève une possible hétérogénéité chronologique de la faune récoltée en place à Célarié et préparée par la méthode d'attaque-acide. Cette hétérogénéité pourrait n'être qu'apparente, et révéler une insuffisance de nos connaissances en ce qui concerne le moment précis de

certaines apparitions et disparitions. Dans ce cas, la faune de Célarié serait originale et riche en informations. Ou bien encore, cette hétérogénéité de la faune antérieure à la « Grande Coupure » pourrait résulter d'un mélange *in situ* d'espèces hétérochrones, provoqué par une réactivation localisée d'une portion déjà comblée de karst. Une telle réactivation peut expliquer au moins la présence de l'espèce du niveau-repère d'Hoogbutsel dans cette localité.

CONCLUSIONS

Évolution des faunes

Les faunes amphibiennes et reptiliennes du Quercy antérieures à la « Grande Coupure » ne présentent que peu de modifications durant la période étudiée. Quelques formes seulement franchiront cette Coupure.

Une homogénéité moins importante se remarque pour les marsupiaux didelphidés : quatre lignées s'éteignent, trois apparaissent et cinq des neuf lignées représentées et déjà décrites au cours de la période étudiée ici poursuivent leur évolution postérieurement au niveau-repère d'Escamps. Aucun apport allochtone n'est constaté.

En ce qui concerne les placentaires entomophages, un petit groupe relicte, celui du longirostre *Pseudorhyncocyon*, persiste discrètement jusqu'à la « Grande Coupure ». Les faunes du Ludien inférieur attestent une diversification des apatemyidés, qui sont par contre absents des faunes ultérieures, signe de leur extinction précoce en Europe. Les Lipotyphla nyctithériidés manifestent une diversification et une longévité plus importantes, évidentes dans les faunes du Quercy. Certaines lignées de *Saturninia* persisteront dans l'Oligocène moyen. Le sous-groupe progressif des amphidozothériinés apparaît en probable immigrant dans les faunes du niveau-repère d'Escamps. A une exception près (*Eotalpa anglica* des Headon Beds), aucun des groupes de Lipotyphla modernes (hérissons, musaraignes, etc.) n'est connu en Europe avant la « Grande Coupure » : les nouvelles faunes éocènes du Quercy viennent à l'appui de cette constatation.

Pour les chiroptères, l'absence de tout représentant des Eochiroptera dans les dépôts étudiés confirme la forte tendance d'extinction de ce groupe à l'Éocène supérieur. Tous les chiroptères obtenus appartiennent à des familles représentées de nos jours dans les régions tropicales de l'Ancien Monde, et sont morphologiquement proches des types actuels. Les faunes du Quercy reflètent particulièrement bien l'apparition en Europe de ces familles à différents moments de l'Éocène supérieur, et leur diversification éventuelle. Ces apparitions ont pu être interprétées comme le résultat d'immigrations successives, qui ont largement précédé celles de la « Grande Coupure ». Dans certains cas, il semble s'agir de venues sporadiques, sans évolution ultérieure sur place (cas des mégadermatidés du Ludien inférieur). L'analyse détaillée de ces phénomènes a fait l'objet d'une publication (Sigé, 1976*b*).

Le petit nombre de carnassiers aussi bien créodontes que fissipèdes découvert dans les localités citées ne permet pas encore de présenter un panorama exact de leur diversité et une estimation satisfaisante de la longévité des espèces. Cependant, quelques formes

établies sur des spécimens issus des anciennes collections (matériel non daté) du Quercy ont été retrouvées dans des faunes bien situées chronologiquement.

Progressivement, les primates disparaissent et ne sont plus représentés que par deux espèces dans le niveau-repère d'Escamps, l'une d'entre elles (*Pseudoloris parvulus*) n'étant identifiée que dans une localité (Rosières 1).

La faune de rongeurs du plus ancien gisement de l'Éocène supérieur du Quercy est relativement peu variée avec seulement six espèces représentées. La diversification est cependant rapide puisque une douzaine d'espèces caractérise le niveau immédiatement postérieur. Cette diversification concerne d'abord essentiellement les théridomyinés brachyodontes comme les sciuroïdinés, puis progressivement les théridomyidés plus hypsodontes (issiodoromyinés et théridomyinés) qui deviennent presque aussi variés que les premiers à la fin de l'Éocène supérieur. La faune de rongeurs de cette période comprend environ une quinzaine d'espèces. Les lignées-guides habituellement utilisées au cours de l'Oligocène (*Theridomys* et *Blainvillimys*) sont encore mal établies pour l'Éocène supérieur parce que peu abondantes et insuffisamment étudiées. Par contre, les issiodoromyinés fournissent des repères commodes avec la lignée des *Pseudoltinomys*, de *P. mamertensis* à *P. cuvieri*. L'utilisation conjointe des diverses lignées à tendance hypsodonte (*Pseudoltinomys*, *Blainvillimys*, *Elfomys* et *Patriotheridomys*) ainsi que des rongeurs « marqueurs » comme *Oltinomys* ou *Plesiarctomys*, des lignées brachyodontes à transformations morphologiques lentes mais cependant identifiables, comme celles des *Gliravus*, permet de repérer avec une bonne fiabilité les différentes localités fossilifères dans l'échelle biochronologique.

La diversité des artiodactyles, tant au niveau générique que spécifique, augmente régulièrement durant cette période. Les nombreuses extinctions constatées à la fin, ou immédiatement après, qui ont en partie motivé la notion de « Grande Coupure » de Stehlin, n'ont pas eu le caractère brutal qui leur a été attribué. Ce phénomène a fait l'objet d'analyses et de discussions récentes (Sigé, 1976*b* ; Sudre, 1978 ; Sigé et Vianey-Liaud, 1979 ; Brunet, 1977). Deux groupes familiaux (cainothériidés et anoplotheriinés) font leur apparition durant le niveau-repère de La Débruge, et cette double occurrence constitue un événement biochronologique important. La diversité systématique et l'abondance numérique des récoltes justifient pleinement le rôle joué par les artiodactyles pour l'établissement d'une échelle biochronologique. A ce sujet, des indications essentielles ont été mentionnées à propos de chaque niveau-repère.

En ce qui concerne les périssodactyles, les nouvelles récoltes sont peu abondantes et composées presque exclusivement de dents isolées. Deux localités, le Bretou et Perrière, se sont révélées relativement productrices. Alors que Stehlin avait signalé la présence de *Lophiodon* dans les anciennes collections, la famille des paléothériidés est la seule représentée dans les nouvelles récoltes quercynoises des gisements antérieurs à la « Grande Coupure ». En dépit de la pauvreté du matériel, les grands traits de l'évolution de ce groupe sont néanmoins perceptibles. Les faunes les plus anciennes montrent un maximum de diversité générique (6 genres reconnus) avec une nette prédominance des pachynolophinés. Dès le niveau d'Euzet, cette proportion s'inverse au profit des paléothériinés. A partir du niveau de la Débruge, les spécimens récoltés sont tous, à quelques unités près, attribués aux deux genres *Palaeotherium* et *Plagiolophus* dont la diversité spécifique augmente à ce moment-là.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bonis, L. de, J.-Y. Crochet, J.-C. Rage, B. Sigé, J. Sudre, M. Vianey-Liaud, 1973. — Nouvelles faunes de Vertébrés oligocènes des phosphorites du Quercy. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., nº 174, Sci. Terre 28 : 105-113, 1 fig., 3 tabl.

Bonis, L. de, *et al.*, 1978. — La poche à phosphate de Sainte-Néboule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien supérieur. *Palaeovertebrata*, Montpellier, **8** (2-4) : 167-326, 48 fig., 12 pl., 24 tabl.

Broin, F. de, 1977. — Contribution à l'étude des Chéloniens. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, nouv. sér., C, **38** : 1-366, 115 fig., 38 pl., 22 tabl.

Brunet, M., 1977. — Les Mammifères et le problème de la limite Éocène-Oligocène en Europe. Colloq. int. CNRS, Montpellier 1976. *Géobios*, mém. spéc. **1** : 11-27, 5 tabl.

Crochet, J.-Y., 1980. — Les Marsupiaux du Tertiaire d'Europe. Éd. Singer-Polignac, Paris : 280 p., 241 fig., 40 tabl., 2 pl.

Franzen, J.-L., 1968. — Revision der Gattung *Palaeotherium*, Perissodactyla, Mammalia. Thèse Albert-Ludwigs Univ. zu Freiburg, 2 vol. : 181 p., 20 fig., 35 pl.

Hartenberger, J.-L., 1973. — Étude systématique des Theridomyoidea (Rodentia) de l'Éocène supérieur. *Mém. Soc. géol. Fr.*, nouv. sér., **52-1** (117-1) : 1-76, 20 fig., 8 pl.

Hartenberger, J.-L., B. Sigé, J. Sudre, 1974. — La plus ancienne faune de mammifères du Quercy : Le Bretou. *Palaeovertebrata*, Montpellier, **6** (3-4) : 177-196, 8 fig.

Lange-Badré, B., 1979. — Les créodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Éocène supérieur à l'Oligocène supérieur. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, nouv. sér., C, **42** : 1-250, 32 fig., 48 diagr., 30 pl.

Mourer-Chauviré, C., 1980. — The Archaeotrogonidae of the Eocene and Oligocene Phosphorites du Quercy (France). *Contr. Sci. nat. Hist. Mus. Los Angeles County*, **330** : 17-31, 10 fig., 4 tabl.

Rage, J.-C., 1976. — Paléontologie, phylogénie et paléobiogéographie des serpents. Thèse, Paris : 244 p., 22 fig.

Sigé, B., 1974*a*. — *Pseudorhyncocyon cayluxi* Filhol, 1892, insectivore géant des phosphorites du Quercy. *Palaeovertebrata*, Montpellier, **6** : 33-46, 2 fig., 1 pl.

— 1974*b*. — Données nouvelles sur le genre *Steklinia* (Vespertilionoidea, Chiroptera) du Paléogène d'Europe. *Palaeovertebrata*, Montpellier, **6** : 253-272, 5 fig.

— 1975. — Insectivores primitifs de l'Éocène supérieur et Oligocène inférieur d'Europe occidentale ; Apatemyidés et Leptictidés. *Colloq. int. C.N.R.S.*, nº *218*, Paris, 1973 : 653-674, 9 fig., 1 tabl., 2 pl.

— 1976*a*. — Insectivores primitifs de l'Éocène supérieur et Oligocène inférieur d'Europe occidentale, Nyctithériidés. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, nouv. sér., C, **34** : 1-140, 111 fig., 36 tabl.

— 1976*b*. — Les insectivores et chiroptères du Paléogène moyen d'Europe dans l'histoire des faunes de mammifères de ce continent. *Paléobiologie continentale*, Montpellier, **7** (3) : 1-25.

Sigé, B., J.-Y. Crochet, J.-L. Hartenberger, J. A. Rémy, J. Sudre, M. Vianey-Liaud, 1979. — Fossilium catalogus. I : Animalia. Pars 126 : Catalogue des mammifères du Quercy. F. Westphal éd., Dr. W. Junk b.v. Publ., La Hague : 100 p.

Sigé, B., M. Vianey-Liaud, 1979. — Impropriété de la Grande Coupure de Stehlin comme support d'une limite Éocène-Oligocène. *Newsl. Stratigraphy*, Berlin-Stuttgart, **8** (1) : 79-82.

Sudre, J., 1978. — Les artiodactyles de l'Éocène moyen et supérieur d'Europe occidentale (Systématique et évolution). *Mém. Trav. É.P.H.É. Inst. Montpellier*, **7** : 1-229, 23 fig., 20 tabl., 33 pl.

Vianey-Liaud, M., 1979. — Évolution des rongeurs à l'Oligocène en Europe occidentale. *Palaeontographica*, Stuttgart, A, **166** : 136-236, 64 fig., 17 tabl.

— 1980. — La paléontologie du Quercy : les phosphorites. *Quercy-Recherche*, Cahors, **34** : 24-42, 19 fig.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **3**, 1981,
section C, nº 3 : 267-283.

Les Ceratodontiformes (Dipnoi) de Gadoufaoua (Aptien supérieur, Niger)

par Michel Martin

Résumé. — Le gisement de Gadoufaoua (Aptien supérieur, Niger) a fourni de nombreuses plaques dentaires de *Ceratodus tiguidiensis* Tabaste, 1963, et de *Ceratodus africanus* Haug, 1905. D'après la morphologie des plaques dentaires et du préarticulaire, et d'après la biométrie, *C. tiguidiensis* apparaît phylétiquement très proche d'*Arganodus atlantis* Martin, 1979 (Trias supérieur, Maroc). D'après la morphologie et le développement ontogénique des plaques dentaires, *C. africanus* apparaît comme le groupe frère des différentes espèces (subactuelles et actuelles) de *Neoceratodus* Castelnau, 1876, d'Australie. Les deux groupes *lati* et *excisi* de Chabakov (1932) ont seulement une signification descriptive et n'ont aucune valeur phylétique.

Abstract. — The upper Aptian of Gadoufaoua (Niger) has yielded many tooth plates of *Ceratodus tiguidiensis* Tabaste, 1963, and of *Ceratodus africanus* Haug, 1905. On account of the tooth plates and prearticular morphology and on account of the biometry *C. tiguidiensis* is surely closely related to *Arganodus atlantis* Martin, 1979 (upper Triassic, Morocco). According to the biometry (pattern of development of tooth plates) and to the morphology, *C. africanus* is likely to be the sister group of the different species of *Neoceratodus* Castelnau, 1876 (living and Pleistocene species, Australia). The two groups *lati* and *excisi* of Chabakov (1932) have only a descriptive significance and cannot have a phyletic one.

M. Martin, *Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, D 7140 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3, RFA.*

Situation du gisement
(d'après Taquet, 1976)

Le gisement de Gadoufaoua est formé par des affleurements qui s'étendent sur 180 km de long et 2 km de large suivant une orientation Sud-Ouest/Nord-Est. Cette bande est située au sud-est de l'Aïr et représente le centre géographique du Niger.

Ces affleurements correspondent à la partie sommitale du continental intercalaire à dominance gréseuse ; cette dénomination classique désigne des terrains qui recouvrent le Carbonifère supérieur marin et qui sont sous-jacents au Cénomanien marin. Les terrains constituant le gisement de Gadoufaoua correspondent à l'Aptien supérieur.

Le matériel recueilli dans ces niveaux comprend des Araucariacées et des Filicinées, pour la flore, tandis que la faune est plus variée. Les Invertébrés sont représentés uniquement par des Mollusques alors que les Vertébrés comprennent un grand nombre de groupes : des Poissons sélaciens, actinoptérygiens et actinistiens, des Vertébrés tétrapodes représentés par des Tortues, des Crocodiles, des Coelurosauriens, des Carnosaures, des Sauropodes et des Ornithopodes.

Les Dipneustes étudiés ici sont connus uniquement par des plaques dentaires et les os qui les portent.

Terminologie et biométrie

Les plaques dentaires de ces Cératodontidés se présentent comme des triangles presque rectangles portant des crêtes tranchantes. Le petit côté de l'angle droit qui était, en position anatomique, dirigé antéro-postérieurement est le côté ou bord mésial de la plaque (fig. 1, BC1) ; le grand côté de l'angle droit est appelé bord ou côté lingual (fig. 1, BCp) ; enfin, le troisième côté du triangle, qui porte les extrémités labiales des crêtes, est nommé bord ou côté labial (fig. 1, C1Cp). Le bord mésial de la plaque dentaire est formé par la première crête tandis que la partie postérieure du bord lingual est formé par la dernière crête. Le bord lingual et le bord mésial forment un angle qui est nommé angle interne (fig. 1, ABC = α).

J'utilise les mesures et indices de Voronjeva et Minikh (1968) et les mesures d'angles de Kemp (1977). La principale différence entre les deux prises de mesures d'angles réside dans le choix de l'origine : les auteurs soviétiques mesurent les angles formés par chaque crête et la dernière d'entre elles (fig. 1), tandis que Kemp mesure l'angle déterminé par deux crêtes successives (fig. 2).

J'emploie les indices suivants :

— indice de longueur des crêtes BC1/BCp, BC2/BCp ;
— indice de longueur de la première crête BC1/BC2 ;
— indice de largeur des vallées C1C2/C1Cp, C2C3/C2Cp ;
— indice principal de longueur du bord labial C1Cp/BCp et indice auxiliaire C2Cp/C2Cp.

Les mesures d'angles sont données en degrés.

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

« Sous-classe » DIPNOI Muller, 1844

Ordre CERATODONTIFORMES Berg, 1940

Famille Ceratodontidae Gill, 1872

Genre **CERATODUS** Agassiz, 1838

Ceratodus tiguidiensis Tabaste, 1963

1963 — *Ceratodus tiguidiensis* Tabaste : 448-453, 457, 458 ; pl. 5, fig. 1-7 ; fig. 4D.
1966 — *Ceratodus tiguidiensis*, Lehman : 291 ; fig. 27C.
1973 — *Ceratodus*, de Beaumont : fig. 88.
1976 — *Ceratodus tiguidiensis*, Taquet : 56.

1979 — *Ceratodus tiguidiensis*, Martin : 89, 91.
1980*b* — *Ceratodus tiguidiensis*, Martin : 51-54 ; pl. II, fig. L.
1980 — *Ceratodus tiguidiensis*, Wenz : 188-189.
1981 — *Ceratodus tiguidiensis*, Martin : 1, 21-23, 25, 26.

Tabaste a désigné un spécimen comme étant typique des plaques inférieures et un second comme étant typique des plaques dentaires palatines ; mais cet auteur n'a désigné aucun holotype pour l'espèce *Ceratodus tiguidiensis*. Il convient donc de choisir un lectotype pour cette espèce parmi le matériel original de Tabaste. Je choisis à cet effet la plaque dentaire supérieure (HGS 64) que Tabaste avait utilisée comme type des « dents » supérieures. Le nombre de plaques supérieures portant au moins 7 crêtes est, en effet, plus important que celui des plaques inférieures pourvues d'un minimum de 7 crêtes.

Lectotype : Tabaste, 1963, pl. V, fig. 4, MNHNP HGS 64 (fig. 4).

Stratum typicum : Crétacé inférieur (infracénomanien).

Locus typicus : Ebrechko, Niger.

Matériel : Le matériel original de Tabaste comprend environ une quarantaine de plaques dentaires complètes et autant de fragments plus ou moins étudiables qui sont numérotés de HGS 1 à HGS 64 et HGN 15 et 16. Le matériel de Gadoufaoua étudié ici est numéroté GDF 1154 à GDF 1273. Tous ces échantillons appartiennent aux collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (MNHNP).

1. **Différence entre plaques supérieures (entoptérygoïdes) et mandibulaires (préarticulaires)** : Comme toutes les plaques dentaires des Cératodontiformes, elles se distinguent par la forme du flanc mésial de la première crête et les profils labial et lingual (*Ceratodus protopteroïdes* Tabaste, 1963, est peut-être la seule exception à cette règle). Sur une plaque inférieure (fig. 7), le profil (labial et lingual) est rectiligne ou concave ; sur une plaque supérieure, il est convexe (fig. 8 a, b) ; sur une plaque mandibulaire, le flanc mésial de la première crête est bombé de sorte que, en vue occlusale, ce flanc est nettement visible (pl. I, 13), alors que ce même flanc mésial d'une première crête supérieure est plan et incliné postérieurement, de sorte que pratiquement seule la ligne de crête est visible en vue occlusale (pl. I, 14). Lorsque les plaques dentaires restent soudées à l'os, la distinction est facilitée : les plaques inférieures sont portées par le préarticulaire qui forme un processus symphysaire mésial absent sur l'entoptérygoïde. Ce dernier os porte sur son bord labial un processus articulaire. Ce processus, évidemment absent sur le préarticulaire, lie l'entoptérygoïde au toit crânien (pl. I, 7 b).

2. **Description** : Les plaques dentaires les plus typiques, par exemple la plaque supérieure GDF 1193 (pl. I, 7 d), portent 7 crêtes rectilignes, tranchantes (au moins dans leur partie labiale) et disposées en éventail. Les cinq premières crêtes rayonnent depuis le sommet de l'angle interne, les autres crêtes se détachant de la 5e et de la 6e le long du bord lingual. La partie intacte des crêtes, et en particulier le bord labial vertical, est parfois crénelée de quelques denticules [crêtes 6 et 7 de GDF 1193, crête 1 de GDF 1219 (pl. I, 2)]. Le tissu adamantin subsiste sur cette partie intacte des crêtes et dans les vallées ; celles-ci s'approfondissent et forment des encoches assez accusées dans le bord labial (GDF 1185, pl. I, 9). Le bord lingual est rectiligne ou légèrement convexe. L'angle interne vaut environ 90° et son sommet est net. La largeur labiale des trois premières vallées est à peu près égale,

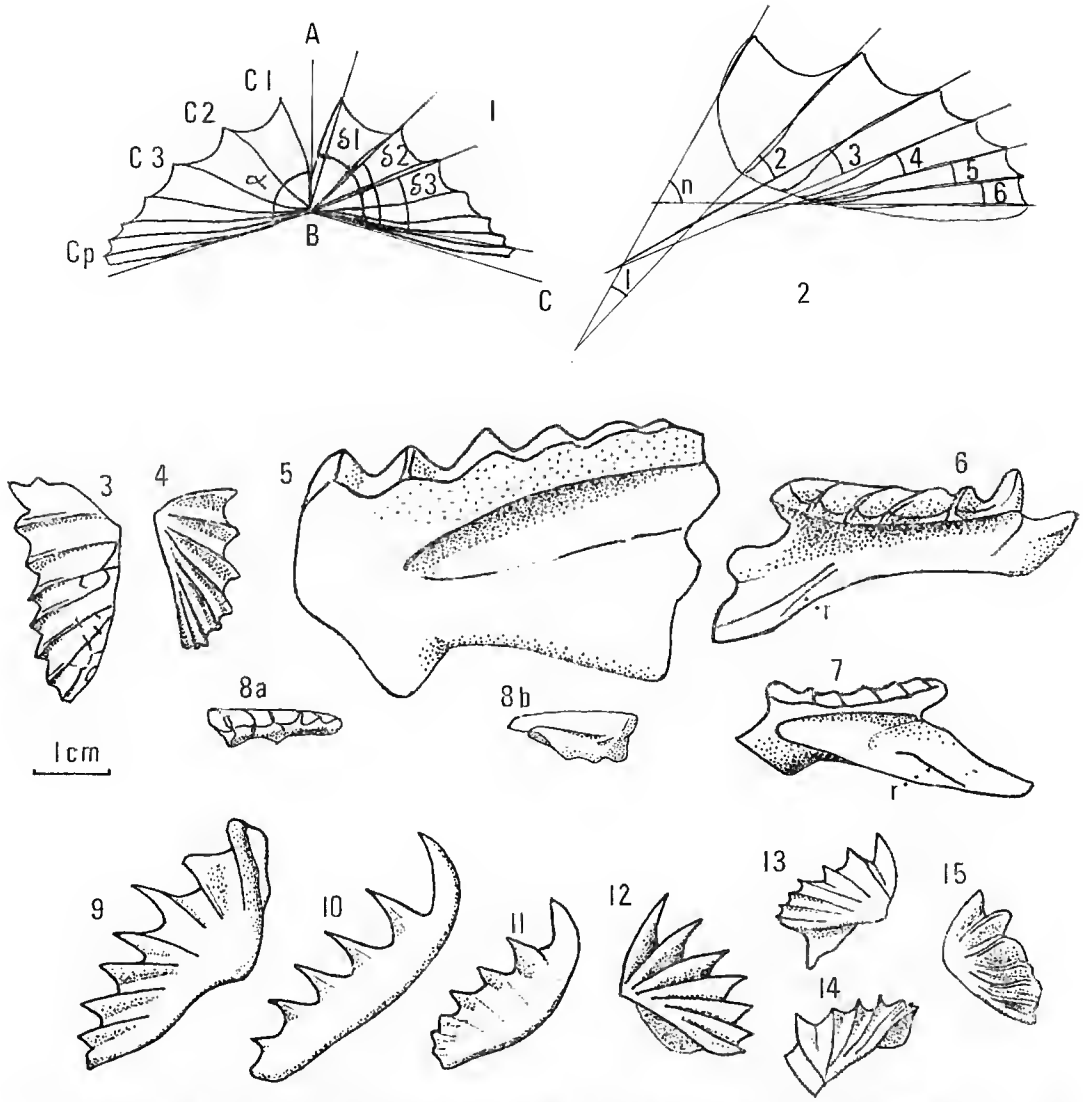

Fig. 1-15. — 1, mesures d'après Vorobjeva et Miniku, 1968, (α : angle interne, δ1, δ2, δ3 : angles internes des 1re, 2e et 3e crêtes) ; 2, mesures d'après Kemp, 1977 (n, angle entre la première et la dernière crête, 1 angle entre la première et la deuxième crête, etc.) ; 3, *Ceratodus pectinatus* Tabaste, 1963 (MNHNP HGN 3) ; 4, *Ceratodus tiguidiensis* Tabaste, 1963, lectotype (HGS 64, MNHNP) ; 5, *Ceratodus africanus* Haug, 1905 (non numéroté, MNHNP) ; 6, *Arganodus atlantis* Martin, 1979 (Tal 303 g, MNHNP) ; 7, *Ceratodus tiguidiensis* (GDF 1187). (Les fig. 5, 6 et 7 montrent la ressemblance entre la face latérale du préarticulaire dans ces trois espèces. r : ride.) ; 8, *Ceratodus tiguidiensis* (GDF 1193), 8a profil labial, 8b profil lingual ; 9, *Neoceratodus eyrinensis* (White, 1925), holotype (d'après White) ; 10, *Neoceratodus gregoryi* (White, 1925), holotype (d'après White) ; 11, *Neoceratodus forsteri* (Krefft, 1870), d'après Stromer et Peyer, 1917 ; 12, *Ceratodus multicristatus* Vorobjeva, 1968, d'après Vorobjeva ; 13, *Ceratodus tiguidiensis* (GDF 1188) ; 14, *Ceratodus tiguidiensis* (GDF 1236) ; 15, *Ceratodus arganensis* Martin, 1979, holotype (TAL 327, MNHNP).

puis décroît pour les suivantes. La première crête est la plus courte et la longueur des suivantes s'accroît progressivement. Le bord mésial des plaques supérieures est érodé dans la région du sommet de l'angle interne par la surface d'articulation qui unissait les deux plaques symétriques du vivant du poisson (fig. 1).

3. **Variation individuelle** : Il faut remarquer les différences de dimensions ; ces dents sont de taille relativement réduite, la longueur BCp varie de 7 mm (GDF 1215 et 1127) à 21 mm (GDF 1187) (ces plaques dentaires pouvaient toutefois atteindre des dimensions supérieures ; en effet, la plaque fragmentaire GDF 1178 devait posséder un bord lingual long de 30 mm environ). Le nombre des crêtes est variable, lui aussi ; en moyenne il y en a 7 (pl. 1, 1 d, 2, 7 d), mais la plaque fragmentaire (palatine) GDF 1207 portait au moins 8 crêtes, des tubercules linguaux dessinant cette 8e crête. Seule, une plaque dentaire supérieure ne porte que 6 crêtes (GDF 1212). En revanche, les plaques dentaires inférieures à 6 crêtes sont plus fréquentes, 14 sur 50 [GDF 1223, 26, 27 (pl. 1, 11), 28, 34, 35, 37, 39, 41, 53, 55, 60, 63, 69], et sept autres ne portent qu'un bourrelet à la place de la 7e crête [GDF 1180, 33, 38, 45, 47, 48, 62 (pl. 1, 5)]. Pour l'espèce, ces plaques à 6 crêtes sont de dimensions réduites ou moyenne (BCp = 18 mm pour GDF 1241) ; pour la plupart, ces « dents » sont d'ailleurs bien plus petites ; ainsi, toutes les plaques inférieures dont le bord lingual ne dépasse pas 10 mm de long ne portent que 6 crêtes. Le bourrelet lingual, qui doit correspondre à une crête dont le développement s'est arrêté, est connu chez d'autres espèces (*C. kaupi* Agassiz, 1838, *C. serratus* Agassiz, 1838, *C. phillipsi* Agassiz, 1838, *C. concinnus* Plieninger, 1844, *C. africanus* Haug, 1905, *C. humei* Priem, 1914, *C. madagascariensis* Priem, 1924). La convexité du bord lingual, qui est assez fréquente sur les plaques mandibulaires (GDF 1187, pl. I, 1 d), s'accuse souvent (GDF 1185, pl. I, 9 ; GDF 1241, pl. 1, 10). Parfois, l'accentuation de cette courbure donne à la plaque une forme trapue, le bord lingual représentant les deux tiers ou les trois quarts de la longueur du bord mésial (GDF 1188 et 1261, pl. I, 4). Les crêtes qui sont habituellement rectilignes peuvent se courber (GDF 1231, 35, 60) ; la plaque GDF 1236 montre l'extension maximale de ces courbures (fig. 14), les 2e, 3e et 4e crêtes sont courbées antérieurement tandis que les 6e et 7e sont courbées postérieurement.

4. **Usure** : Le degré d'usure est nettement fonction des dimensions de ces plaques dentaires. J'ai distingué trois stades d'usure :

— La plupart des petites plaques dentaires et la plupart des « dents » de moyennes dimensions (par exemple GDF 1194, BCp = 13 mm, pl. 1, 8) possèdent une première crête couverte de tissu adamantin sur les deux tiers de sa longueur environ ; sur la moitié de la longueur des autres crêtes, cet « émail » subsiste et cette couverture est conservée dans les vallées, pratiquement jusqu'au sommet de l'angle interne. Les crêtes sont tranchantes sur presque toute leur longueur et elles sont nettes jusqu'au sommet de l'angle interne.

— Sur des dents de dimensions plus importantes (par exemple GDF 1193, BCp = 16,5 mm, pl. 1, 7 d), le tissu adamantin ne couvre plus, au maximum, que le tiers de la première crête et la partie labiale des autres crêtes (GDF 1262, pl. I, 4 ; GDF 1219, pl. 1, 2). De même, cette couverture adamantine commence à régresser dans la partie la plus interne des vallées, tandis que les crêtes ne demeurent tranchantes que sur la moitié de leur longueur et parfois atteignent encore, sous forme de bourrelets broyeurs, le sommet de l'angle interne. Mais, souvent, cette partie de la plaque dentaire est complètement usée.

— Sur les plus grandes plaques, comme par exemple GDF 1257 (BCp = 18 mm, pl. I, 3), le tissu adamantin n'existe plus que dans les vallées, les crêtes ne sont plus tranchantes que labialement et sont arasées sur une grande partie de leur longueur. Le stade ultime est atteint par la plaque dentaire GDF 1273 dont seul le bord labial vertical des crêtes est encore coupant.

5. **Développement des plaques dentaires** : Tabaste avait déjà émis l'hypothèse que des crêtes pouvaient apparaître et croître chez des sujets adultes. Kemp (1977) a démontré ce développement des crêtes postérieures sur des sujets subadultes et adultes de *Neoceratodus forsteri* (Krefft, 1870). Il semble que dans la plupart des cas les plaques à 6 crêtes ont appartenu à des sujets qui sont morts avant d'avoir atteint l'âge où la 7e crête se développait.

6. **Le préarticulaire** (terminologie de Watson et Gill, 1923 ; Schultze, 1969 et Miles, 1977) (pl. I, 1, 10) : Cet os a souvent été considéré comme un splénial. Il se présente comme une lame relativement mince sur laquelle est soudée la plaque inférieure. Sous la première crête se détache un processus symphysaire large, court et épais qui s'articulait avec son symétrique. La région postérieure du préarticulaire se détache du bord lingual de la plaque vers son tiers postérieur et fait avec celui-ci un angle de 45° ; postérieurement, l'os s'abaisse régulièrement (pl. I, 1 c, b). Sur sa face latérale une crête oblique court depuis le bord postéro-inférieur jusqu'au bord supérieur qu'elle atteint à l'endroit où l'os se détache de la plaque dentaire. Le préarticulaire détermine sous la plaque dentaire une cavité où se logeait le cartilage de Meckel. Cette cavité se comprime antérieurement et s'arrête sous la première vallée (fig. 7).

7. **L'entoptérygoïde** (pl. I, 2, 7) : En dehors de la lame qui est accolée à la plaque dentaire, deux parties saillantes de cet os sont typiques ; le processus articulaire ptérygo-palatin, brisé, s'élève labialement entre la 2e et la 3e crête, et se dirige obliquement vers l'arrière ; lingualement, la plaque dentaire donne naissance, dans son tiers médian, à une lame qui se tord de plus en plus de telle sorte qu'elle finit par faire un angle de 45° avec le plan de la plaque dentaire ; cette lame s'appliquait le long du parasphénoïde.

Discussion

Je ne compare ce matériel qu'avec les plaques pourvues de 7 crêtes.

1. **Comparaison avec le matériel de** Tabaste (1963) : Le nombre de crêtes constitue la différence la plus notable. Tabaste signale une seule plaque dentaire à 6 crêtes (que je n'ai pas retrouvée) alors que celles-ci ne sont pas rares parmi le matériel de Gadoufaoua. En moyenne, les plaques palatines de ce matériel original de *C. tiguidiensis* portent 8 crêtes et, en général, les plaques mandibulaires en portent 7, alors que sur le matériel de Gadoufaoua on n'observe dans la plupart des cas que 7 crêtes. Sur le matériel d'Ebrechko, les tubercules primordiaux responsables de la croissance de la plaque (Semon, 1901 ; Peyer *in* Stromer et Peyer, 1917 ; Tabaste, 1963 ; Kemp, 1977 ; Martin, 1980*a*, 1981) sont visibles sur la plus grande partie des crêtes (pl. I, 13, 14) ; sur le matériel de Gadoufaoua,

ces tubercules sont bien plus discrets. De même, une épaisse couche de tissu adamantin est présente sur le matériel d'Ebrechko ; quand elle existe, elle est plus fine sur le matériel de Gadoufaoua. Ces dernières différences peuvent aussi bien être causées par une légère variation de régime alimentaire (usure fonctionnelle) que par des conditions de fossilisation ou de conservation différentes. Sur le matériel d'Ebrechko le sommet de l'angle interne des plaques palatines se recourbe fréquemment en crochet, ce que je n'ai pas observé sur les plaques dentaires de Gadoufaoua. Par ailleurs, la forme générale des plaques dentaires de Gadoufaoua et d'Ebrechko est comparable : ce sont des « triangles rectangles » dont le bord lingual est plus long d'un tiers au moins que le bord mésial. Les différences qui existent entre le matériel original de Tabaste et ces plaques dentaires sont sujettes à la variation individuelle à l'intérieur de la population du gisement d'Ebrechko (nombre de crêtes, présence d'un crochet), ou peuvent s'expliquer par des différences locales de milieu (de vie ou de fossilisation). Ce matériel de Gadoufaoua entre par ses caractères dans la marge de variation du matériel original de *Ceratodus tiguidiensis* et doit être rapporté à cette espèce. D'ailleurs, des différences plus importantes que celles-ci sont connues, chez les Ceratodontiformes, à l'intérieur d'une population d'une même espèce provenant d'un même gisement, par exemple *C. concinnus* (Martin, 1980*a*).

2. **Comparaison avec** *Ceratodus multicristatus* Vorobjeva, 1968 (*in* Vorobjeva et Minikh) : Cette espèce est connue dans le Trias inférieur de Sibérie et je lui rapporte aussi (Martin, 1981) la petite « dent » du Trias inférieur de l'île d'Heligoland (Krumbein et Wilczeski, 1973). Ces plaques dentaires portent 6 ou 7 crêtes tranchantes convergeant vers le sommet de l'angle interne qui est net et vaut environ 90°. Les proportions des bords lingual et labial sont les mêmes que sur les plaques de *C. tiguidiensis*, sur les plaques supérieures du moins (fig. 12). En effet, les plaques inférieures gardent encore un caractère archaïque, la première crête étant plus longue que les autres.

3. **Comparaison avec** *Arganodus atlantis* Martin, 1979 : Les plaques dentaires de cette espèce du Trias supérieur continental de l'Atlas marocain ont une forme de triangle rectangle dont le grand côté de l'angle droit est d'un tiers plus grand que le petit côté ; elles portent de 7 à 9 crêtes tranchantes, disposées en éventail, et atteignent pour leur bord lingual une longueur de 35 mm. J'ai déjà avancé l'hypothèse (Martin, 1980*b*) que *Ceratodus tiguidiensis*, qu'il est morphologiquement impossible de distinguer d'*Arganodus atlantis* (en ce qui concerne les plaques dentaires), pourrait avoir pour ancêtre triasique cette forme de l'Atlas. *A. atlantis* pourrait de même descendre de *C. multicristatus*. A l'époque je ne connaissais pas le préarticulaire de *C. tiguidiensis*, qui est mieux conservé sur le matériel de Gadoufaoua que sur celui d'Ebrechko. Les proportions de cet os et la ride de la face latérale sont comparables dans les deux espèces (fig. 7 et 6), ce qui renforce mon hypothèse antérieure. En effet, le préarticulaire de nombreuses autres espèces est connu et je n'ai observé cette crête que chez *A. atlantis* et *C. tiguidiensis*.

En l'absence de toit crânien ces relations phylétiques demeurent bien fragiles. De plus, seules les proportions des bords lingual et mésial constituent un caractère apomorphe. Les autres caractères des plaques dentaires représentent une symplésiomorphie et je ne suis pas certain de la valeur du caractère constitué par la crête latérale du préarticulaire (elle

me paraît toutefois être plutôt un caractère dérivé). Enfin, il existe un dernier argument à l'appui de cette phylogénie : au Trias il est possible de distinguer les espèces dont le toit crânien et les plaques dentaires sont connus à la fois par l'architecture du toit crânien et la morphologie des plaques dentaires (Martin, 1980*b*) ; la découverte du toit crânien de *Ceratodus serratus* Agassiz, 1838, montre que, lorsque les plaques dentaires sont comparables, les toits crâniens le sont aussi. Le squelette dermique de *C. serratus* apparaît proche de celui de *C. rectangulus* Linck, 1936, et les plaques dentaires de ces deux espèces montraient déjà des ressemblances assez importantes.

Ceratodus africanus Haug, 1905

1905 — *Ceratodus africanus* Haug : 819-820, pl. 17, fig. 2-5.
1924 — *Ceratodus africanus*, Priem : 19-20.
1925 — *Ceratodus africanus*, Peyer : 1-32 pars, pl. 1 pars, pl. 2.
1930 — *Ceratodus africanus*, Weiler : *in* Stromer et Weiler : 26.
1930 — *Ceratodus* sp., Weiler : 26, pl. 1, fig. 3.
1936 — *Ceratodus africanus*, Stromer : 29, 36, 37, 90, fig. 12A.
1936 — *Ceratodus*, Stromer : 16-18, 29-32, 34, 72, 94.
1936 — *Ceratodus africanus*, Linck : 53.
1943 — *Ceratodus africanus*, Arambourg et Joleaud : 43, 47-48, pl. 3, fig. 1 ; fig. 4A.
1963 — *Ceratodus africanus*, Tabaste : 437, 440-43, 46, 48, 53, 57, 58, pl. 1 ; fig. 2, 4a.
1966 — *Ceratodus africanus*, Lehman : 291, fig. 27a.
1967 — *Ceratodus africanus*, Vorobieva : 85-86.
1973 — *Ceratodus*, de Beaumont : fig. 88.
1974 — *Ceratodus*, Wenz (*in* de Broin *et al.*) : 470.
1976 — *Ceratodus africanus*, Taquet : 56.
1979 — *Ceratodus africanus*, Martin : 91.
1980 — *Ceratodus africanus*, Wenz : 188-189.
1980*a* — *Ceratodus africanus*, Martin : 7.
1980*b* — *Ceratodus africanus*, Martin : 51-53, pl. 2, fig. N.
1981 — *Ceratodus africanus*, Martin : 1, 22, 25-26.

Matériel : Une vingtaine de spécimens numérotés de GDF 1154 à 1179. Ce matériel est conservé dans les collections de l'Institut de Paléontologie (MNHNP).

Description anatomique

Il s'agit, à l'exception de deux plaques dentaires GDF 1177 et 54 (pl. I, 12, 17d), de plaques dentaires dont les crêtes sont complètement usées soit par la mastication soit par une action *postmortem* (transport ou érosion qui a permis le dégagement naturel de ces pièces). Tabaste (1963) a montré que dans cette espèce le nombre des crêtes variait de 5 à 8 (7e crête dédoublée de Tabaste) ; les plaques de *C. africanus* de Gadoufaoua correspondent à cette description. Sur les deux « dents » non usées les autres caractères de cette espèce sont visibles. Ces plaques sont relativement plus allongées et plus étroites que celles de *C. tiguidiensis* (la 1re crête est souvent près de deux fois plus courte que le bord lingual), l'angle interne est plus grand que sur les plaques de *C. tiguidiensis* (110° en moyenne au lieu de 95°) et, surtout, les crêtes ne convergent pas vers le sommet de l'angle interne. Seules la première et la deuxième crête atteignent ce point (pl. I, 12) et encore n'est-ce visible que sur les plaques préarticulaires puisque le bord mésial des plaques palatines est tronqué

par une longue surface d'articulation avec la plaque symétrique (pl. I, 18). Sur une plaque peu usée, les quatre premières crêtes apparaissent presque parallèles (pl. I, 12), la 3e, la 4e et la 5e émergent du bord lingual (pl. I, 18). Sur les petites plaques peu usées, et vraisemblablement juvéniles, la 6e crête est issue de la 5e qu'elle rejoint sur le bord lingual, la 7e crête se détache de la 6e et forme la partie postérieure du bord lingual (pl. I, 6, 12). La disposition en éventail est aussi plus nette sur ces petites plaques que sur les grandes : la 3e et la 4e crête émergent proportionnellement plus près du sommet de l'angle interne. Sur les plaques dentaires peu usées, une dernière différence avec les plaques de *C. tiguidiensis* peut être relevée : les crêtes sont courbées postérieurement (pl. I, 12, 18). Les pièces de Gadoufaoua n'atteignent pas des dimensions importantes, mais parmi le matériel étudié par Peyer (1925) et Tabaste (1963) se trouvent des « dents » dont le bord lingual atteint et dépasse même 70 mm de long. Les plaques dentaires de Gadoufaoua correspondent bien aux descriptions antérieures des plaques dentaires de cette espèce (Haug, 1905 ; Peyer, 1925 ; Arambourg et Joleaud, 1943 ; Tabaste, 1963). Le nombre des pièces en bon état ne permet pas de distinguer des stades d'usure ; en effet, seule GDF 1177 possède des crêtes tranchantes nettes et fraîches (pl. I, 12) ; GDF 1154 ne montre des crêtes relativement tranchantes que sur le bord labial et les autres échantillons ont une face occlusale totalement arasée. Cette usure pourrait d'ailleurs être dans la plupart des cas le résultat de l'érosion éolienne qui se manifeste par des guillochures bien visibles sur GDF 1154. Celles-ci ont déjà été signalées par Tabaste ; elles sont aussi présentes sur certains échantillons de Baharija (Cénomanien inférieur, Égypte) décrits par Peyer. Ces guillochures sont de formes variables ; sur le matériel de Gadoufaoua (pl. I, 17 d), elles sont allongées perpendiculairement au bord lingual ou forment des fossettes arrondies comme sur le matériel de Baharija et sur certaines pièces étudiées par Tabaste. En revanche, sur d'autres pièces étudiées par ce dernier auteur, les fossettes sont allongées parallèlement au bord lingual (HGN 61).

Discussion

1. **Comparaison avec** *Ceratodus arganensis* Martin, 1979 (fig. 15) **du Trias supérieur continental de l'Atlas marocain** : Cette espèce possède des plaques dentaires assez petites, pourvues de 7 crêtes tranchantes convergeant vers le sommet de l'angle interne qui mesure environ 90°. Les crêtes sont, à partir de la 3e, courbées antérieurement, de sorte que la disposition rayonnante des crêtes apparaît atténuée (fig. 15). Sur des plaques usées, cette disposition serait totalement invisible. Ce caractère rappelle *Ceratodus africanus* et j'ai déjà suggéré que des liens phylétiques assez étroits pourraient unir ces deux espèces (Martin, 1979, 1980*b*, 1981).

2. **Comparaison avec** *Ceratodus pectinatus* Tabaste, 1963 (fig. 3) : Ces plaques dentaires proviennent toutes de la dépression du Djoua (Crétacé inférieur, Algérie) et de gisements où *Ceratodus africanus* est aussi présent. Trois caractères pourraient distinguer ces deux espèces : le nombre des crêtes qui pourrait atteindre 10 sur les plaques palatines de *C. pectinatus*, l'absence de courbure labiale des crêtes de *C. pectinatus* et la position du processus articulaire ptérygopalatin qui est situé, chez *C. pectinatus*, entre la 4e et la 5e crête. Seul, ce dernier caractère pourrait constituer une autapomorphie de *C. pectinatus* car ce processus

est en général situé au-dessus de la deuxième crête chez les Ceratodontiformes (Martin, 1979, 1980, 1981). Des spécimens de *C. africanus* montrent ce processus entre la 3e et la 4e crête (Peyer, 1925, pl. 1, fig. 1b, n° 1912 VIII 7, BSP München ; Tabaste, 1963, pl. I, fig. 3b, n° HGN 27, MNHNP) ; ce recul pourrait n'être qu'une variation individuelle, comme la courbure réduite des crêtes qui n'est pas absente chez *C. africanus*, et la 9e crête qui représente en plus un caractère plésiomorphe. Il n'est pas du tout certain que *Ceratodus pectinatus* soit une espèce valide et les pièces qui lui ont été rapportées ne représentent peut-être qu'une variation extrême de *C. africanus*.

3. **Comparaison avec** *Neoceratodus* Castelnau, 1876 : Ne peuvent être rapportées à ce genre que la forme actuelle, *N. forsteri* (Krefft) d'Australie, et les deux espèces du Pléistocène australien, *N. eyreusis* (White, 1925) et *N. gregoryi* (White, 1925). En revanche, la plaque dentaire du Crétacé d'Australie rapportée à ce genre par White (1926) semble trop différente des précédentes pour appartenir à *Neoceratodus*. Chez les formes actuelles, les plaques dentaires sont deux fois plus longues que larges et portent 6 à 7 crêtes à peu près parallèles chez les sujets adultes ; souvent, chez les adultes, le sommet de l'angle interne n'est pas marqué et les plaques palatines ne sont que rarement en contact par leur bord mésial (Stromer *in* Stromer et Peyer, 1917). Chez *Neoceratodus forsteri*, le processus ascendens ptérygopalatin est fixé à l'entoptérygoïde entre la 2e et la 4e crête. Les plaques dentaires du Pléistocène ne sont pas fondamentalement différentes des actuelles ; toutefois, la disposition rayonnante des crêtes est encore marquée sur les plaques supérieures de *N. eyrinensis*, même sur les plaques dont le bord lingual atteint une longueur de 30 mm et leur angle interne est net. Toutes les plaques supérieures complètes, de cette espèce et de *N. gregoryi*, étaient en contact avec leur symétrique par leur bord mésial. *C. africanus* ne se distingue de la plupart des plaques dentaires de *N. forsteri* que par la grande surface de contact entre les plaques supérieures, qui est toujours visible sur les plaques de *C. africanus* ; celles-ci sont souvent plus grandes que celles de *N. forsteri* et, parfois, deviennent dans ce cas plus trapues. *C. africanus* ne diffère de *N. gregoryi* que par les proportions des plaques qui sont toujours très étroites (White, 1925, pl. VII). Les plaques dentaires de *N. eyrinensis* rappellent celles de *C. africanus*, quand les crêtes ont perdu leur disposition rayonnante, et se rapprochent de celles de *C. tiguidiensis* et de *A. atlantis* quand elles portent des crêtes qui convergent en direction du sommet de l'angle interne (White, 1925, pl. VI). Les plaques dentaires de *C. africanus* et celles de *Neoceratodus* possèdent en commun deux caractères apomorphes : la perte plus ou moins prononcée de la disposition rayonnante des crêtes et une position reculée de la base du processus ascendens ptérygopalatin. Il est difficile de faire de *C. africanus* l'ancêtre direct de *Neoceratodus* uniquement sur la base de ces synapomorphies dentaires, et ce d'autant plus que le contact entre les plaques dentaires supérieures est rarement présent chez *N. forsteri*. En revanche, il est tout à fait possible de faire de *C. africanus* et des formes apparentées le groupe frère de celui de *Neoceratodus*, ce que j'ai déjà proposé (Martin, 1980*b*).

BIOMÉTRIE

Tableau I (d'après Vorobjeva et Minikh, 1968).

	α	δ1	δ2	δ3	*BC2/BC1*	*BC1/BCp*	*C1Cp/BCp*	*C1C2/C1Cp*	*C1C2/BCp*	*C1C2/BC1*	*C2C3/C2Cp*
1	101	82	58	39	98	57	108	27	29	45	30
2	112	90	66	43	104	53	109	26	28	57	32
3	91	80	64	42	101	68	108	25	27	43	27
4	90	—	57	45	76	60	90	41	—	—	28
4'	98	—	69	52	95	85	107	44	—	—	32
5	105	77	46	27	97	78	110	50	42	42	52

1 : *Ceratodus tiguidiensis* ; **2** : *Ceratodus africanus* ; **3** : *Arganodus atlantis* ; **4, 4'** : *Ceratodus multicristatus* (minimum et maximum d'après Vorobjeva et Minikh, 1968) ; **5** : *Ceratodus concinnus* Plieninger, 1844. Les angles sont donnés en degrés.

Sauf en ce qui concerne *C. multicristatus*, les valeurs données dans le tableau I correspondent aux moyennes calculées sur le matériel provenant d'un seul gisement, Gadoufaoua pour les deux premières, du gisement X (couloir d'Argana) pour *A. atlantis* et de Stuttgart (Lehrberghänke, Bopser) pour *C. concinnus*. Les résultats obtenus sur les plaques dentaires de *C. tiguidiensis* et d'*Arganodus atlantis* concordent bien, à l'exception de l'angle interne qui mesure 10° de plus chez l'espèce crétacée et de l'indice BC1/BCp (57 % et 68 %). Il est certain que l'angle interne plus grand chez *C. tiguidiensis* correspond à une surface de contact plus longue entre les plaques dentaires supérieures (cet allongement érode la région mésiale de l'angle interne et détermine un agrandissement de l'angle interne). De même, l'indice BC1/BCp, plus faible chez *C. tiguidiensis*, correspond à un raccourcissement de la première crête qui se manifeste au Trias et se poursuit au-delà. Au Paléozoïque, les premières crêtes symétriques ne sont pas en contact et la première crête est la plus longue de toutes (Romer et Smith, 1934 ; Thomson, 1965 ; Martin, 1980*b*). Une longue première crête et une absence de contact entre les plaques symétriques représentent des caractères plésiomorphes. De même, la valeur élevée des indices C1C2/C1Cp et BC1/BCp, chez *C. multicristatus* (41 % à 44 % et 60 % à 85 %), par rapport aux mêmes indices chez *C. tiguidiensis* (27 % et 57 %) et chez *A. atlantis* (25 % et 68 %), provient de la longue première crête des plaques inférieures de *C. multicristatus*, ce que confirme manifestement l'indice BC2/BC1 qui vaut de 76 à 95 % chez *C. multicristatus*, ce qui correspond à une 2e crête assez nettement plus courte que la 1re, tandis que ces deux crêtes sont à peu près aussi longues en moyenne chez *C. tiguidiensis* et *A. atlantis* (93 % et 101 %). Si l'on compare *C. tiguidiensis* à *C. africanus*, l'angle interne de cette dernière espèce apparaît sensiblement plus grand (112° contre 101°) et l'indice C1C2/BC1 atteint une valeur plus élevée chez *C. africanus* (57 % et 45 %). D'après les données obtenues sur un échantillon plus important de

C. africanus, l'angle interne est effectivement plus grand que chez *C. tiguidiensis*, ce qui est provoqué par une longue surface de contact entre les premières crêtes symétriques ; en revanche, la valeur élevée de l'indice C1C2/BC1 semble due à la faiblesse de l'échantillon et surtout à l'état de la majorité des plaques sur lesquelles le point C1 est difficile à déterminer du fait de l'usure — sur un échantillon nettement plus important la valeur moyenne de cet indice concorde avec celle de l'indice C1C2/BC1 de *C. tiguidiensis* (étude en cours). J'ai ajouté dans le tableau I les données obtenues sur une trentaine de plaques dentaires de *C. concinnus* du Keuper moyen de Bade — Wurtemberg (Martin, 1980*a*) dont les plaques dentaires ne portent que 5 crêtes et possèdent une première crête assez longue, ce qui se traduit par des angles δ1 et δ2 plus petits que chez les formes à 7 crêtes, un indice BC1/BCp plus élevé et des indices où interviennent les largeurs des vallées atteignant eux aussi des valeurs élevées, sauf C1C2/BC1. Cela exprime la morphologie particulière de cette espèce dont la première crête est à peu près aussi longue que la seconde, mais en même temps relativement longue par rapport à la dernière, ce que traduisent les indices BC2/BC1 et BC1/BCp.

Ces angles et indices n'ont certainement pas l'importance systématique que leur avaient accordée leurs inventeurs (Vorobieva et Minikh, 1968). En effet, ces calculs pour toutes les espèces européennes du Trias et toutes les espèces africaines et malgaches du Crétacé montrent que les recouvrements entre ces indices et ces angles sont bien plus importants que ne le croyaient les auteurs soviétiques (étude en cours sur des échantillons atteignant la centaine de plaques dentaires pour certaines espèces). Toutefois, cette méthode permet de distinguer assez souvent les plaques dentaires d'espèces tellement comparables morphologiquement que leur détermination peut devenir difficile ; ainsi, l'angle interne et l'indice BC1/BCp distinguent *C. tiguidiensis* de *A. atlantis*, alors que la morphologie de ces plaques dentaires est très comparable. En revanche, d'après les données obtenues sur un échantillon important de *C. africanus*, seul l'angle interne des plaques dentaires de cette espèce permet de séparer *C. africanus* de *C. tiguidiensis*, alors que la morphologie de ces plaques dentaires permet de discerner les deux espèces sans ambiguïté. Dans d'autres cas, ces calculs permettent de déterminer des plaques dentaires juvéniles (Martin, 1980*a*).

Tableau II (d'après Kemp 1977). — *Ceratodus tiguidiensis.*

	n	1	2	3	4	5	6
			Plaques dentaires supérieures				
J	87°	23°	20°	13°	9°	10,5°	8,5°
Sa	81°	24°	16,5°	14°	10°	8°	7,5°
A	82°	24°	18,5°	15,5°	9,5°	7°	7°
			Plaques dentaires inférieures				
J	79°	23°	17°	15°	10°	8°	7,5°
Sa	86°	25,5°	18,5°	15,5°	10°	7,5°	7°
A	83°	27°	19,5°	14,5°	10°	7°	6,5°

J : juvéniles, Sa : subadultes, A : adultes.

Dans son étude de la croissance des plaques dentaires de *Neoceratodus forsteri*, Kemp (1977) a distingué quatre stades : larvaire, juvénile, subadulte et adulte. Ces stades ont été distingués en fonction de la longueur totale du sujet, qui se traduit par une différence de longueur de la plaque dentaire (dans certains cas l'âge exact du sujet était connu). Si cette étude n'a pas montré de variation significative des angles entre les crêtes successives au cours de la croissance, en revanche, l'angle CIBCp entre la première et la dernière crête a montré une réduction significative du stade larvaire au stade adulte, passant en moyenne de 109° (supérieures) et 111° (inférieures) à 50° (supérieures) et 45° (inférieures). Une telle variation est inexistante chez *C. tiguidiensis*, aussi bien sur le matériel de Gadoufaoua que sur celui d'Ebrechko (étude en cours). Les différents stades de croissance de *C. tiguidiensis* ont été déterminés à l'aide de la longueur des plaques (BCp). Évidemment, le stade larvaire est absent. Les différents stades correspondent aux dimensions suivantes : juvénile 6 mm $\leqslant$ BCp $\leqslant$ 10 mm, subadulte 10 mm $\leqslant$ BCp $\leqslant$ 15 mm, adulte au-delà de 16 mm.

L'échantillon de *C. africanus* ne permettait pas cette étude pour le seul gisement de Gadoufaoua, mais le matériel du gisement a été étudié avec le reste du matériel connu et une variation comparable à celle démontrée chez *N. forsteri* a été mise en évidence. L'angle entre la première et la dernière crête des plaques supérieures se réduit de 68,5° à 56° tandis que celui des plaques inférieures passe de 59,5° à 46,5° (du stade juvénile au stade adulte). La morphologie particulière de *C. africanus* (crêtes subparallèles) est donc acquise de la même façon que chez *N. forsteri*.

CONCLUSIONS

1. Le gisement de Gadoufaoua a fourni des plaques dentaires de *Ceratodus africanus* et de *Ceratodus tiguidiensis*. Ces deux espèces sont connues dans le Crétacé inférieur continental africain, mais Gadoufaoua constitue un gisement bien daté et le plus élevé dans la stratigraphie qui ait livré des restes de *Ceratodus tiguidiensis*. *C. africanus* est connu à Baharija dans des niveaux Cénomaniens inférieurs et aussi dans la région de Mahamid, où Weiler (*in* Stromer et Weiler, 1930) a décrit une petite plaque dentaire de *C. africanus* qu'il rapportait à *Ceratodus* sp. Or, ce dernier gisement est daté du Sénonien (Baharija et Mahamid sont situés en Égypte). *Ceratodus tiguidiensis* et *Ceratodus africanus* sont des formes très fréquentes dans le Crétacé inférieur d'Afrique mais *C. tiguidiensis* ne semble pas jusqu'à ce jour persister au-delà de l'Albien, tandis que *C. africanus* existe pendant presque tout le Crétacé.

2. La morphologie des plaques dentaires du préarticulaire et de l'entoptérygoïde permettent de proposer *Arganodus atlantis* comme ancêtre possible de *Ceratodus tiguidiensis*. En effet, il est impossible de distinguer morphologiquement les plaques dentaires et les éléments de mâchoires de ces deux espèces. En revanche, les mesures effectuées sur le matériel permettent de distinguer les plaques dentaires de *C. tiguidiensis* et de *A. atlantis*, ce que la morphologie ne permettait pas. Les différences de mesures enregistrées correspondent à l'accentuation de tendances évolutives bien connues chez les Dipneustes depuis le Trias et elles sont en accord avec la différence de niveau stratigraphique d'où proviennent ces

deux formes : *C. tiguidiensis* du Crétacé inférieur apparaissant plus évolué que *A. atlantis* du Trias supérieur.

3. La morphologie des plaques dentaires et de l'entoptérygoïde de *Ceratodus africanus* permet de rapprocher cette espèce de l'espèce contemporaine *C. pectinatus*, qui est douteuse. Elle ne représente peut-être qu'une forme extrême de variation de *C. africanus*. D'autre part, les plaques dentaires de *Ceratodus africanus* évoquent celles des diverses espèces de *Neoceratodus*. *Ceratodus africanus* et les formes voisines constituent vraisemblablement le groupe frère de *Neoceratodus* (à condition de n'inclure dans ce genre que les espèces actuelles et tertiaires d'Australie).

4. D'après les mesures obtenues sur l'ensemble du matériel de *C. africanus* (plus de 70 pièces mesurées à ce jour), la perte de la disposition rayonnante des crêtes de *Ceratodus africanus* semble s'effectuer de manière analogue à ce qui a été observé chez *Neoceratodus* (Kemp, 1977).

5. *Ceratodus africanus* démontre le peu de valeur phylétique des deux groupes *lati* et *excisi* de Chabakov, 1932. Cet auteur a rassemblé dans le groupe *lati* les Cératodontidés à « dents » broyeuses, alors que les espèces pourvues de plaques dentaires tranchantes étaient réunies dans le groupe *excisi*. Cette division est purement descriptive ; en effet, les plaques dentaires juvéniles de *C. africanus*, qui portent des crêtes tranchantes, appartiendraient au groupe *excisi* (pl. I, 12) et les plaques dentaires de sujets plus âgés, qui sont réduites à l'état de surfaces broyeuses plus ou moins planes (pl. I, 17 d), appartiendraient au groupe *lati*. L'emploi de cette « classification » dans un sens phylogénétique est donc dépourvu de fondement. Il me semble préférable d'éviter l'utilisation de cette division artificielle des Cératodontidés.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Arambourg, C., et L. Joleaud, 1943. — Vertébrés fossiles du bassin du Niger. *Bull. Serv. Mines A.O.F.*, Dakar, **7** : 31-84, 10 fig., 5 pl.

Beaumont, G. de, 1973. — Guide des Vertébrés fossiles. Neufchatel : 476 p., 410 fig., 44 pl.

Broin, F. de, E. Buffetaut, J. C. Koenigher, J. C. Rage, D. Russell, C. Vergnaud Grazzini et S. Wenz, 1974. — La faune de Vertébrés continentaux du gisement d'In Beceten (Sénonien du Niger). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **279** : 469-472.

Chabakov, A. V., 1932. — Description des restes de Ceratodontidae trouvés dans les calcaires triasiques du mont Bogdo (en russe). *Trav. Inst. paléozool. Acad. Sci.*, Leningrad, **1** : 1-45, 1 pl.

Haug, E., 1905. — Documents de la mission saharienne : mission Foureau Lamy : Paléontologie. Soc. Géogr., Paris : 751-832, 5 pl.

Kemp, A., 1977. — The pattern of tooth plate formation in the Australian lungfish *Neoceratodus forsteri* (Krefft). *Zool. J. Linn. Soc.*, London, **60** : 223-258, 5 fig., 7 pl.

Krumbein, W. E., et N. Wilczewski, 1973. — Eine Dipnoer-Zahnplatte aus dem Buntsandstein Helgolands. *Neues Jb. Geol. Paläont. Mh.*, Stuttgart : 279-283, 1 fig.

Lehman, J. P., 1966. — Actinopterygii, Dipnoi, Crossopterygii et Brachiopterygii. *In* Piveteau, J., Traité de Paléontologie, **4** (3), Paris : 420 p., 344 fig.

Linck, O., 1936. — Ein Lebensraum von *Ceratodus* im Stubensandstein des Strombergs mit *Cera-*

todus rectangulus n. sp. und anderen Arten. *Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ.*, Stuttgart, **92** : 45-68, 2 pl.

MARTIN, M., 1979. — *Arganodus atlantis* et *Ceratodus arganensis*, deux nouveaux Dipneustes du Trias supérieur continental marocain. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **289** : 89-92, 4 fig.

— 1980*a*. — Revision of *Ceratodus concinnus* Plieninger. *Stuttg. Beitr. Naturk.*, sér. B, Stuttgart, **56** : 15 p., 3 fig., 1 pl.

— 1980*b*. — La phylogénie des Cératodontidés : quelques hypothèses de travail. *C. r. 105e Congr. Socs sav., Paris* : 47-59, 3 pl.

— 1981. — Les Dipneustes et Actinistiens du Trias supérieur continental marocain. *Stuttg. Beitr. Naturk.*, sér. B, Stuttgart, **69** : 28 p., 5 fig., 1 pl.

MILES, R. S., 1977. — Dipnoan (lungfish) skulls and the relationships of the group : a study based on the new species from the Devonian of Australia. *Zool. J. Linn. Soc.*, London, **61** : 328 p., 158 fig.

PEYER, B., 1925. — Wirbeltierreste der Baharîje-Stufe (unterste Cenoman). Die *Ceratodus*-Funde. *Abh. bayer. Akad. Wiss.*, math.-naturw. Abt., München, **30** : 1-32, 2 pl.

PRIEM, F., 1924. — Paléontologie de Madagascar : 12. Les poissons fossiles. *Annls Paléont.*, Paris, **13** : 107-132, 7 pl.

ROMER, A. S., et H. S. SMITH, 1934. — American Carboniferous Dipnoans. *J. Geol.*, Washington, **42** : 700-719, 14 fig.

SCHULTZE, H. P., 1969. — *Griphognathus* Gross, ein langschnauziger Dipnoer aus dem Oberdevon von Bergish Gladbach (rheinisches Schiefergebirge) und von Lettland. *Geologica et Palaeontologica*, Marburg, **3** : 21-78, 43 fig., 9 pl.

SEMON, R., 1901. — Zoologishe Forschungreisen in Australien und den malayischen Archipel. 1. Band. *Ceratodus. Denkschr. med.-naturw. Ges. Jena*, **4** : 115-132, 1 fig., 3 pl.

STROMER, E., 1936. — Baharîje-Kessel und Stufe mit deren Fauna und Flora ergänze Zusammenfassung. *Abh. bayer. Akad. Wiss.*, math.-naturw. Abt., München, **33** : 102 p., 21 fig., 1 pl.

STROMER, E., et B. PEYER, 1917. — Über rezente und triassische Gebisse von Ceratodontidae. *Z. dt. geol. Ges.*, Berlin, **69** : 80 p., 4 fig., 4 pl.

STROMER, E., et W. WEILER, 1930. — Beschreibung von Wirbeltierresten aus dem nubischen Sandstein Oberägyptens und aus ägyptischen Phosphaten nebst Bemerkungen über die Geologie der Umgegend von Mahamîd in Oberägypten. *Abh. bayer. Akad. Wiss.*, math.-naturw. Abt., München, **7** : 43 p., 4 pl.

TABASTE, N., 1963. — Étude de restes de poissons du Crétacé saharien. *Mém. Inst. fr. Afr. noire*, **68** : 438-485, 5 fig., 13 pl.

TAQUET, P., 1976. — Géologie et Paléontologie du gisement de Gadoufaoua (Aptien du Niger). *Cah. Paléont.*, Paris : 191 p., 74 fig., 24 pl.

THOMSON, K. S., 1965. — On the relationships of certain Carboniferous Dipnoans. *Proc. R. Soc. Edinb.*, sér. B, **69** : 221-245, 9 fig., 1 pl.

VOROBJEVA, E. I., 1967. — Triassic Ceratods from South Fergana and remarks on the systematics and phylogeny of Ceratodontids. *Paleont. J. transl.*, Washington, **2** : 80-87, 3 fig.

VOROBJEVA, E. I., et M. G. MINIKH, 1968. — Experimental application of biometry to the study of Ceratodontid dental plates. *Paleont. J. transl.*, Washington, **4** : 217-223, 3 fig., 1 pl.

WATSON, D. M. S., et L. GILL, 1923. — The structure of certain Paleozoic fishes. *Linn. Soc. J. zool.*, London, **35** : 163-216, 34 fig.

WENZ, S., 1980. — A propos du genre *Mawsonia*, Coelacanthe géant du Crétacé inférieur d'Afrique et du Brésil. *In* Écosystèmes continentaux du Mésozoïque. *Mém. Soc. géol. Fr.*, Paris, **139** : 185-190, 2 fig.

White, E. J., 1925. — Two new fossil species of *Epiceratodus* from South Australia. *Ann. Mag. nat. Hist.*, sér. 9, London, **16** : 139-146, 2 pl.

— 1926. — On the occurence of the genus *Epiceratodus* in the upper Cretaceous of New South Wales. *Ann. Mag. nat. Hist.*, sér. 9, London, **17** : 677-682, 3 fig.

Planche I

1-5, 7-11, 13, 14 : *Ceratodus tiguidiensis* Tabaste, 1963

1. — GDF 1187 (i, g) : a, face occlusale × 1 ; b, face labiale × 1 ; c, face linguale × 1.
2. — GDF 1219 (s, g), face occlusale × 3.
3. — GDF 1257 (s, d), face occlusale × 2.
4. — GDF 1262 (i, g), face occlusale × 2.
5. — GDF 1261 (i, g), face occlusale × 2.
7. — GDF 1193 (s, d) : a, face occlusale × 2 ; b, face dorsale × 2.
8. — GDF 1194 (s, d), face occlusale × 2.
9. — GDF 1185 (i, d), face occlusale × 2.
10. — GDF 1241 (i, d), face occlusale × 2.
11. — GDF 1227 (i, d), face occlusale × 3.
13. — HGS 45 (i, g), face occlusale × 1,5.
14. — HGS 62 (s, g), face occlusale × 1,5.

6, 12, 17-18 : *Ceratodus africanus* Haug, 1905

6. — HGN sans n° (MNHNP) - (s, g), face occlusale × 2.
12. — GDF 1177 (s, d), face occlusale × 2.
17. — GDF 1158 (s, g) : a, face occlusale × 1 ; b, face dorsale × 1.
18. — HGN 30, face occlusale × 1.

15, 16 : *Arganodus atlantis* Martin, 1979

15. — TAL 304 (MNHNP), plaques dentaires supérieures du même sujet en contact par la surface d'articulation mésiale × 1.
16. — ALM 340 (MNHNP), plaque dentaire juvénile, face occlusale × 1,5.

(Abréviations : i inférieur, s supérieur, g gauche, d droit. Clichés Serrette et Lumpe.)

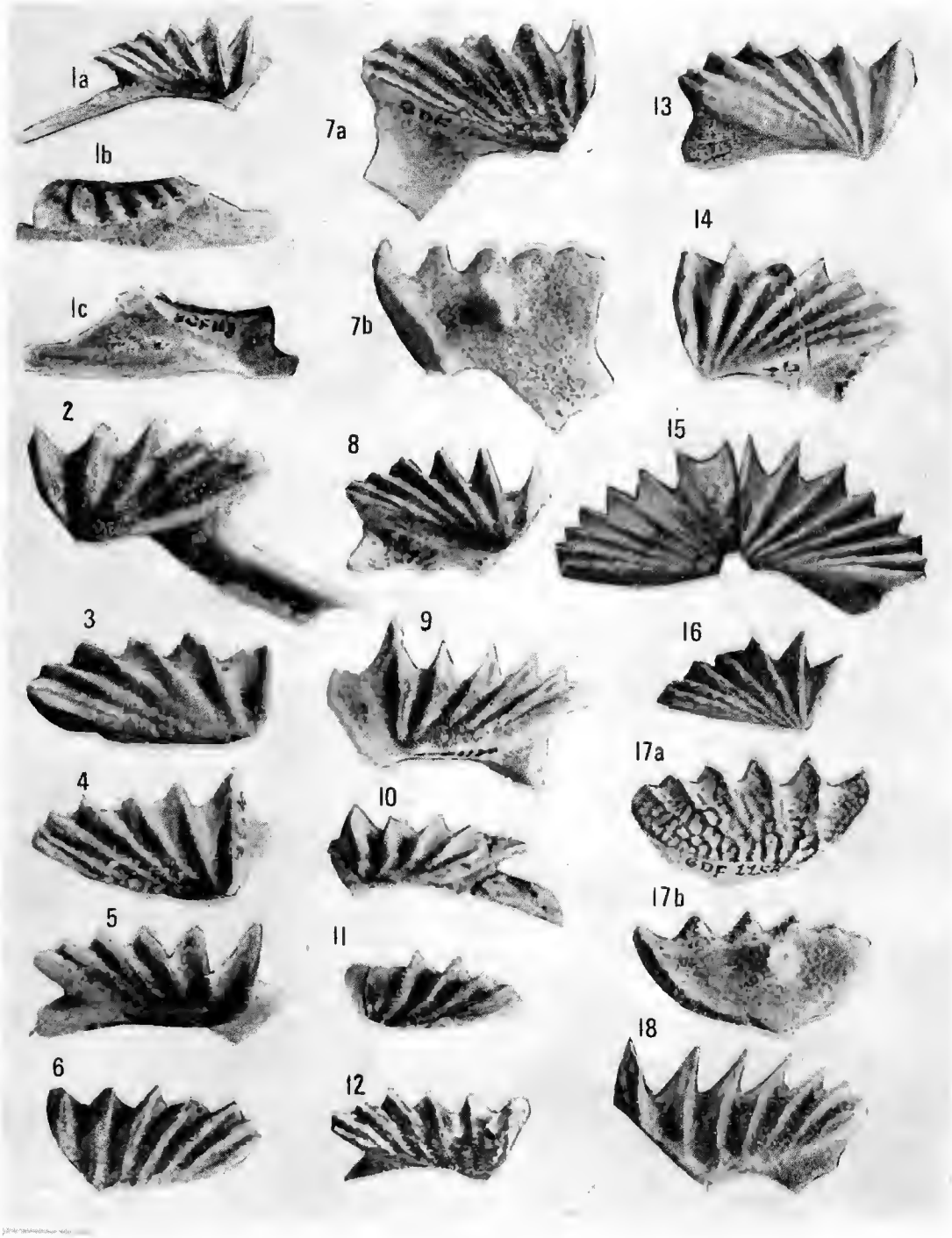

PLANCHE I

Achevé d'imprimer le 15 février 1982.

Le 2e trimestre de l'année 1981 a été diffusé le 3 novembre 1981.

IMPRIMERIE NATIONALE

1 564 002 5

Recommandations aux auteurs

Les articles doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la première page).

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage (en entier), revue abrégée selon la *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et illustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du Bulletin : 14,5 cm × 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'Imprimeur.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935. A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimique. (Format in-4°.)

Dernières parutions dans la série C

T. 41 — Gaudant (Mireille). — Recherches sur l'anatomie et la systématique des Cténothrissiformes et des Pattersonichthyiformes (Poissons Téléostéens) du Cénomanien du Liban. 1978, 124 p., 57 fig., 10 pl. h.-t.

T. 42 — Lange-Badré (Brigitte). — Les Créodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Éocène supérieur à l'Oligocène supérieur. 1979, 249 p., 32 fig., 48 gr., 30 pl. h.-t.

T. 43. — Recherches océanographiques dans l'océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris, 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig. pl.

T. 44 — Gayet (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. 1980, 151 p., fig., 29 pl.

A paraître

T. 45 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Bivalves du Redonien (Pliocène atlantique de France). Signification stratigraphique et paléobiogéographique.

Ouvrages disponibles au Service de Vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.